



Compétition pour les ressources alimentaires entre le caribou et l'orignal en Gaspésie

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en Gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© **VIRGINIE CHRISTOPHERSON**

29 janvier 2018

Composition du jury :

Joël Bêty, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Martin-Hugues St-Laurent, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Jean-Pierre Tremblay, codirecteur de recherche, Université Laval

Anne Loison, examinatrice externe, Université Savoie Mont Blanc

Dépôt initial le 1^{er} juin 2017

Dépôt final le 29 janvier 2018

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

REMERCIEMENTS

Je me dois en premier lieu de remercier mon directeur de recherche, Martin-Hugues St-Laurent. Merci pour ta grande disponibilité et pour l'intérêt que tu portes à chacun de tes étudiants, nous sommes choyés de travailler avec un chercheur aussi impliqué. Au cours de cette maîtrise, j'ai acquis énormément de confiance et d'autonomie et je suis sans aucun doute une biologiste plus complète grâce à tes enseignements, autant au baccalauréat qu'aux études graduées. J'aimerais aussi remercier Jean-Pierre Tremblay mon co-directeur, merci pour ta confiance, ton soutien et tes judicieux conseils. Les 300 kilomètres qui séparent nos universités ont fait en sorte qu'on n'a pas pu se voir beaucoup, mais tu étais toujours à un courriel près ! Merci également à Jean Bérubé, mon mentor de laboratoire, qui a accepté de collaborer à ce projet. J'ai vraiment apprécié mon séjour dans ton équipe au CFL, j'ai appris beaucoup de choses et tu m'as définitivement transmis ta passion pour la biologie moléculaire et les champignons sauvages. Merci à mes collègues du CFL, Julie, Myriam, Mathieu et Patrick. Je me dois aussi de remercier les employés du Parc de la Gaspésie qui ont facilité nos séjours sur le terrain lors de la collecte d'échantillons, merci plus spécialement à Claude Isabel et Marc L'Italien ainsi qu'aux guides naturalistes qui nous informaient sur les derniers groupes de caribou aperçus, ce qui facilitait l'échantillonnage. Je souligne également la contribution d'EnviroNord pour le financement du projet. Je souhaite également remercier tous les membres du laboratoire de gestion de la faune terrestre : Mathieu, Esmaella, Pascal, Jérôme, Sophie, Alexandra, Frédéric, Kimberly, Rémi, Marie-Audrey, Jonathan, Alexandre et Geneviève. Je vais garder d'excellents souvenirs du bel esprit d'équipe qui régnait parmi nous. J'aimerais remercier spécialement Fred de m'avoir engagée comme assistante de terrain à l'été 2014, c'est clairement l'emploi d'été qui a changé ma vie ! Merci à Alexandre, qui m'a écouté, soutenu et encouragé lors

de mes moments de découragements, et ce jusqu'à la toute fin. Merci à toi et à Éliane de m'avoir fait une aussi belle place dans votre vie, je suis très choyée d'être la belle-maman d'une petite fille à la fois forte, résiliente, mais d'une douceur remarquable. Je tiens également à remercier les membres du jury qui ont évalué la première version de mon mémoire, soit Anne Loison et Joël Bêty. Finalement, j'aimerais remercier ma famille, mon frère Thomas et mes parents, Marie et Denis, pour votre support moral et financier tout au long de mon parcours scolaire. De l'école Courtland Park à l'UQAR, j'en ai fait du chemin et c'est sans aucun doute grâce à vos encouragements et votre soutien.

RÉSUMÉ

La présente étude visait à approfondir les connaissances sur les relations qu'entretiennent les caribous (*Rangifer tarandus caribou*) et les orignaux (*Alces americanus*) vivant en sympatrie. Jusqu'à tout récemment, nous savions que ces deux espèces de cervidés interagissaient par un phénomène de compétition apparente, c.-à-d. en partageant des prédateurs communs. Nous avons étudié ces deux cervidés dans le parc national de la Gaspésie (Québec, Canada), où des observations récentes d'orignaux sur les sommets de montagne (l'habitat préférentiel du caribou en été) suggèrent que les deux espèces pourraient également entrer en compétition pour les ressources alimentaires. Ainsi, notre objectif était d'évaluer le potentiel de compétition par exploitation en été (juin à septembre) entre l'orignal et le caribou, et plus précisément de 1) décrire les régimes alimentaires des deux espèces et mesurer leur niveau de similarité, 2) comparer la composition des régimes alimentaires entre les mois d'échantillonnage et les différentes strates d'altitude et 3) déterminer quelles espèces de plantes distinguent les régimes alimentaires. Considérant le statut précaire du caribou de la Gaspésie, nous avons utilisé l'analyse par code-barres d'ADN des fèces, une méthode non-invasive d'étude du régime alimentaire offrant une résolution taxonomique à l'espèce. Nos résultats indiquent que la composition du régime alimentaire était différente entre l'orignal et le caribou. De plus, la similarité entre les régimes alimentaires restait globalement la même tout au long des quatre mois d'échantillonnage et les strates d'altitude où les échantillons ont été récoltés n'expliquaient pas la similarité. Ainsi, il semble que peu importe la disponibilité des plantes – qui elle varie au long de l'été et du gradient d'altitude – les caribous et les orignaux semblent s'alimenter sur des espèces de plantes différentes. Cette séparation des ressources peut être la conséquence d'une compétition passée, puisque les caribous et les orignaux sont des espèces sympatriques qui cohabitent en Amérique du Nord depuis ~ 35 000 ans. Elle pourrait également être expliquée du fait que la ségrégation des espèces n'est pas parfaite en raison de la proportion de temps passée dans les différentes strates d'altitude qui est inégale. Ainsi, il semble que les grandes densités d'orignaux en Gaspésie soient plus nuisibles à la population de caribou par le fait que ces deux espèces partagent des prédateurs communs, plutôt que par le fait qu'ils entrent en compétition pour les ressources alimentaires.

Mots clés : Caribou, orignal, compétition, analyse par code-barres d'ADN, régimes alimentaires

ABSTRACT

The purpose of this study was to enhance our understanding of the relationships between caribou (*Rangifer tarandus caribou*) and moose (*Alces americanus*) living in sympatry. Until recently, we knew that these two species were interacting via a phenomenon called apparent competition, i.e. by sharing common predators. We studied these two cervids in the Gaspésie National Park, where recent observations of moose on mountain summits (the preferential habitat of caribou in summer) suggest that both species could also compete for food resources. Thus, our objective was to evaluate the potential for exploitative competition between caribou and moose in summer (from June to September), and more precisely to 1) describe the diets of the two species and measure their similarity, 2) compare diet composition between months and elevation strata, and 3) determine which plant species contributed most to the dissimilarity between diets. Given the precarious status of the Atlantic-Gaspésie caribou, we used DNA metabarcoding on fecal pellets, a non-invasive method to study diet. Our results showed that diet composition differed between moose and caribou. Moreover, the similarity between their diets remained broadly the same throughout the four months of sampling and the elevation strata where fecal samples were collected. Thus, caribou and moose seem to feed on different plant species regardless of plant availability, which is known to vary throughout summer and along elevation gradients. This separation of resources may result from past competition, since caribou and moose are sympatric species that have cohabited in North America for ~ 35,000 years. It could also be explained by the fact that the segregation of species is not perfect since the proportion of time spent in different strata of altitude is unequal. Thus, it appears that the high densities of moose in Gaspésie are more harmful to the caribou population due to the fact these two species share common predators, rather than competing for food resources.

Keywords: Caribou, moose, competition, DNA metabarcoding, diets

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	viii
RÉSUMÉ	x
ABSTRACT	xi
TABLE DES MATIÈRES	xii
LISTE DES TABLEAUX	xiv
LISTE DES FIGURES	xv
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
LA COMPÉTITION CHEZ LES GRANDS HERBIVORES	2
LE CAS DU CARIBOU DE LA GASPÉSIE	3
RÉGIMES ALIMENTAIRES DU CARIBOU ET DE L'ORIGNAL	5
NOUVEAUX OUTILS BIOTECHNOLOGIQUES POUR L'ÉVALUATION DES RÉGIMES ALIMENTAIRES	8
OBJECTIFS, HYPOTHÈSES ET PRÉDICTIONS	9
PRINCIPAUX RÉSULTATS	9
CHAPITRE 1 RENCONTRE EN ALTITUDE : EST-CE QUE LES ORIGNAUX ET LES CARIBOUS COMPÉTITIONNENT POUR LA NOURRITURE?	10
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE	10
1.2 MEETING CARIBOU IN THE ALPINE: DO MOOSE COMPETE WITH CARIBOU FOR FOOD?	12
CONCLUSION GÉNÉRALE	47

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	53
-----------------------------------	----

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 List of plant species identified by best BLAST match from GenBank in the diet of caribou and moose in the Gaspésie National Park during summer 2015. Bolded characters are MOTUs found in more than 5 caribou faeces. Underlined MOTUs are present in more than 5 faeces of moose. Sorting is done according to frequency in caribou faeces.	40
Tableau 2 Results of the analysis of variance with distance matrices using permutations (<i>adonis</i> analysis) based on 999 permutations to compare MOTU composition between factors (species, month, altitude) and their interactions, based on faeces collected in the Gaspésie National Park during summer 2015. Degrees of freedom (df), F statistics, model fit (R^2) and <i>P</i> -values are shown.....	41
Tableau 3 Results from the similarity percentage (SIMPER) analysis, showing the average contribution of each MOTU to overall Bray-Curtis dissimilarity between caribou and moose fecal samples collected in the Gaspésie National Park during summer 2015. Cumulative contribution (sum of average contribution to overall dissimilarity) and their associated <i>P</i> -values are also shown.....	42
Tableau S1 Construction of trnL primers for PCR1.....	46
Tableau S2 Construction of PCR 2 primers	47

LISTE DES FIGURES

Figure 1 The difference in the specific composition of the samples is illustrated by A) Non-metric multidimensional scaling (NMDS) using Bray-Curtis distance on a presence/absence matrix of the MOTUs found in more than five samples collected in the Gaspésie National Park during summer 2015 for both species (16 different MOTUs). In order to better visualize changes in dissimilarity between months, we plotted separately samples for each month: B) June, C) July, D) August and E) September. Note that some symbols are overlapping within species.....44

Figure S1 Sample-based rarefaction curves for caribou and moose (n=38) fecal samples collected in the Gaspésie National Park during summer 2015; only MOTUs found in >10 sequence reads were considered.45

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La compétition par exploitation s'observe lorsqu'il existe un chevauchement dans l'utilisation de l'habitat et des ressources alimentaires et que ces ressources partagées sont limitées (Belovsky 1986, De Boer & Prins 1990, Latham 1999). Contrairement à la compétition par interférence, les espèces impliquées n'entrent pas directement en contact, mais se nuisent mutuellement en réduisant la disponibilité d'une ressource commune (Schoener 1976, Minot & Perrins 1986). Il a notamment été démontré que la compétition par exploitation interspécifique pouvait entraîner des changements dans la fécondité, l'occupation du territoire (*residency*), le recrutement (Gurnell et al. 2004) et la croissance (Smith 2005) des espèces impliquées. La capacité compétitrice des espèces, qui détermine leur capacité à coexister ou à entraîner l'exclusion compétitive de l'une d'entre elles (Ciros-Pérez et al. 2001), est principalement influencée par deux éléments. D'abord, l'habileté d'une espèce à réduire la disponibilité de la ressource partagée pour son compétiteur et, deuxièmement, l'habileté à supporter la réduction de la disponibilité de la ressource commune par son compétiteur (Aarssen 1983). L'exclusion d'une espèce est possible lorsque le niveau de la ressource limitante est en dessous du niveau nécessaire pour permettre une croissance soutenue d'une des deux espèces (Tilman 1982). À l'inverse, la coexistence entre espèces compétitrices est possible lorsqu'il y a déplacement de caractère chez les espèces (*character displacement* ; voir ci-dessous) (Brown & Wilson 1956) ou séparation des niches écologiques (Tokeshi 1999). C'est pourquoi la compétition par exploitation est considérée par les écologistes comme une force sélective majeure.

De façon générale, la niche écologique d'une espèce peut être définie comme étant la combinaison des ressources biotiques et abiotiques influençant sa valeur adaptative

(Hutchinson 1957). Les espèces étroitement apparentées sont souvent semblables aux plans morphologique, physiologique et comportemental, supposant ainsi peu de différences entre leurs niches écologiques (Violle et al. 2011, Cothran et al. 2013). Les espèces sympatriques ayant évolué ensemble sur de longues périodes sont celles qui expriment le mieux cette capacité de séparation des niches (Fischer & Gates 2005). Cependant, la coévolution n'est pas le seul facteur qui permet la coexistence d'espèces. En effet, plusieurs facteurs tels que la prédation (Caswell 1978, Seip 1992), les maladies (Kiesecker & Blaustein 1999), ou des variables climatiques limitantes (Jiang & Morin 2007) peuvent maintenir l'une, et/ou l'autre des espèces impliquées dans la compétition en-dessous du seuil de densité-dépendance et de limitation par les ressources (Bergerud et al. 1983). Ainsi, évaluer la coexistence des espèces et la répartition des ressources entre elles implique de quantifier et comparer l'utilisation différentielle des ressources en mesurant la largeur de la niche alimentaire (c.-à-d. la diversité de ressources alimentaires utilisées) de chaque espèce ainsi que le degré de chevauchement des niches (Latham 1999).

LA COMPÉTITION CHEZ LES GRANDS HERBIVORES

Chez les grands herbivores, la compétition par exploitation est plus commune que la compétition par interférence (Illius & Gordon 1987). Étant donné la faible valeur énergétique et la grande dispersion des végétaux, un comportement de territorialité envers les ressources alimentaires serait peu avantageux chez ces espèces (Clutton-Brock et al. 1997). La séparation des niches chez les herbivores peut notamment être expliquée par des différences morphophysiologiques au niveau du système digestif (Hofmann 1989). La classification d'Hofmann (1989) divise les grands herbivores ruminants en trois catégories, basées sur leurs préférences alimentaires des deux grands types de plantes : les monocotylédones et les dicotylédones (Ahrestani et al. 2016). Les brouteurs (*browsers*) s'alimentent principalement de dicotylédones comme les arbustes, les arbres et les espèces ligneuses (Hofmann 1989, Duncan & Poppi 2008). À l'opposé, les pousseurs (*grazers*)

consomment davantage les monocotylédones, c.-à-d. les plantes herbacées telles que les graminées et les carex (Hofmann 1989, Duncan & Poppi 2008). Certaines espèces, qualifiées d'intermédiaires, présentent une alimentation hybride et consomment autant d'arbustes que de plantes herbacées (Hofmann, 1989, Duncan & Poppi 2008). Les différences entre les plantes herbacées et les végétaux arbustifs ont mené à des adaptations qui ont modelé l'écologie des différentes espèces d'herbivores (Duncan & Poppi 2008).

Tel que mentionné précédemment, les espèces sympatriques ont évolué de façon à limiter la compétition, ce que certaines études ont démontré chez les grands herbivores. Stewart et al. (2002) ont étudié la distribution temporelle et spatiale ainsi que la répartition des ressources entre le wapiti (*Cervus elaphus nelsoni*), le cerf mulet (*Odocoileus hemionus hemionus*) et des bovins domestiques dans le nord-ouest des États-Unis. Les résultats obtenus indiquaient que les herbivores indigènes, soit le wapiti et le cerf, sélectionnaient des pentes et des altitudes similaires bien qu'ils n'utilisaient pas les mêmes communautés végétales. Ils attribuaient ce résultat aux interactions compétitives passées qui auraient résulté en une sélection différentielle des ressources.

LE CAS DU CARIBOU DE LA GASPÉSIE

La population de caribous de la Gaspésie est l'une des deux représentantes de l'écotype montagnard au Québec, avec celle des Monts Torngat (COSEPAC 2014). Isolée géographiquement au sud du fleuve Saint-Laurent, sa répartition se limite désormais aux massifs montagneux situés à l'intérieur et en périphérie du Parc national de la Gaspésie (Ouellet et al. 1996). Bien que la population ait été estimée à plusieurs centaines d'individus dans les années 1950 (Moisan 1956), son abondance n'a cessé de diminuer depuis et le dernier inventaire aérien effectué à l'automne 2016 estime la population à environ 90 individus (Morin 2016). Ce déclin rapide lui a valu en 2000 le statut d'espèce en voie de disparition au Canada (Environnement Canada 2002). Depuis 2011, la population

est également considérée comme une unité désignable du caribou au Canada, c.-à-d. un élément de biodiversité irremplaçable au pays (COSEPAC 2011). Plusieurs éléments pourraient avoir contribué au déclin de cette population. Au début du 20^e siècle, une période de chasse intensive et une épizootie importante ont eu un effet négatif direct sur l'abondance du caribou (Moisan 1956). Au 20^e siècle, l'altération des habitats par l'industrie minière et forestière aurait progressivement modifié la dynamique trophique entre le caribou, ses prédateurs et d'autres espèces de cervidés, entraînant une situation de compétition apparente néfaste pour le caribou (St-Laurent et al. 2009). En effet, le rajeunissement de la forêt aurait amélioré la qualité d'habitat pour deux autres espèces d'herbivores, soit le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) et l'orignal (*Alces americanus*) (St-Laurent et al. 2009, Boudreau 2017). En 2007, les densités d'orignaux dans la Réserve faunique de Matane était de 4,6 orignaux par km² (Lamoureux et al. 2007) et lors du dernier inventaire en 2012, la densité était de 3,3 orignaux / km² (Lamoureux et al. 2012). Quant à l'autre réserve bordant le parc, la Réserve faunique des Chics-Chocs, la densité estimée était de 1,1 orignaux / km² en 2010 (Dorais & Lavergne 2010). Cet accroissement de la disponibilité de cervidés aurait été favorable au coyote (*Canis latrans*) ainsi qu'à l'ours noir (*Ursus americanus*), qui exerceraient une forte pression de prédation sur les jeunes orignaux et caribous (Crête & Desrosiers 1995, Mosnier et al. 2003, Bastille-Rousseau et al. 2013). Une des stratégies utilisées par les caribous afin d'échapper à leurs prédateurs serait de se réfugier en altitude (Bergerud et al. 1987). Ainsi, ils s'éloignent également des proies alternatives que sont les veaux des orignaux et les faons de cerfs de Virginie (Ouellet et al. 1996). Toutefois, la multiplication des structures linéaires (e.g. sentiers pédestres et chemins forestiers) dans l'habitat du caribou de la Gaspésie permettrait désormais aux prédateurs d'accéder plus facilement aux sommets et, par le fait même, aux faons caribous (Gaudry 2013). De plus, les résultats de Lesmerises et al. (2017) ont montré que la présence de randonneurs amenait les caribous à consacrer une part plus importante de leur budget d'activité à la vigilance. Dumont (1993) suggérait quant à lui qu'en présence

de randonneurs, les caribous quittaient les sommets et retournaient en milieux forestiers à plus basse altitude où le risque de rencontrer un prédateur est plus important. Par conséquent, un recrutement insuffisant issu d'une mortalité juvénile importante a jusqu'à maintenant été identifié comme la cause principale du déclin du caribou de la Gaspésie (Frenette 2017). Ces dernières années toutefois, les indices de présence et les observations directes consignées dans l'aire de répartition du caribou, suggèrent que l'orignal utiliserait de plus en plus les hauts plateaux du parc de la Gaspésie, l'habitat préférentiel du caribou. Les interactions directes ou indirectes entre ces espèces et la difficulté d'évaluer la résultante finale de ces interactions en milieu naturel – qu'elle soit positive ou négative – sont à la base de la réflexion sous-jacente à ce projet. Il importait donc d'approfondir nos connaissances sur la relation de compétition alimentaire que pourraient entretenir ces deux cervidés. Les conséquences démographiques d'un chevauchement des niches alimentaires sur la démographie des espèces en compétition sont susceptibles de varier grandement, en fonction de la disponibilité et de la diversité des ressources utilisées (Pacala & Roughgarden, 1982) ainsi que des facteurs qui régulent les espèces en compétition (Sinclair et al. 2003). C'est souvent le cas chez des populations d'herbivores pour lesquelles la prédation joue un rôle important dans le maintien des populations sous le seuil de densité-dépendance (Seip 1992). Plusieurs facteurs susceptibles d'affecter la croissance de la population du caribou de la Gaspésie ont fait l'objet d'études au cours des dernières années (Mosnier et al. 2003, Boisjoly 2007, Lesmerises et al. 2017), mais la compétition alimentaire avec un autre grand herbivore sympatrique n'avait pas été étudiée jusqu'à maintenant.

RÉGIMES ALIMENTAIRES DU CARIBOU ET DE L'ORIGNAL

Une étude sur le régime alimentaire du caribou forestier en Ontario a démontré que la principale ressource consommée en été était le lichen terricole (genre *Cladina*), qui représentait 46% du régime alimentaire (Thompson et al. 2014). La smilacine trifoliée

(*Maianthemum trifolium*) était la plante herbacée la plus consommée et représentait 13,5% du régime alimentaire estival. Le caribou consommait aussi des graminées durant toute l'année, mais en plus grande quantité au printemps (Thompson et al. 2015). En Alberta, Thomas et al. (1996) ont également montré que la principale ressource alimentaire estivale était le lichen terricole (genres *Cladonia*, *Cretaria*, *Peltigra*), mais que le saule (*Salix spp.*) était également consommé en grande quantité. Toutefois, contrairement à Thompson et al. (2014), la quantité de graminées consommées augmentait au fur et à mesure que l'été avançait pour atteindre 26% du régime alimentaire en août. De plus, inversement à Thompson et al. (2014) et Thomas et al. (1996), une équipe de chercheurs qui a étudié les régimes alimentaires du caribou dans le nord-est de la Colombie-Britannique, a observé que les caribous s'alimentaient davantage d'arbustes feuillus que de lichens terricoles. De plus, leurs résultats suggéraient que les caribous étaient très sélectifs, puisque 28 espèces représentaient 78% de leur régime alimentaire (Denryter et al. 2017).

Chez l'orignal, une étude effectuée sur le contenu de 64 rumens provenant d'originaux de la réserve de La Vérendrye au Québec a démontré que l'érable à épis (*Acer spicatum*) était la ressource la plus consommée pendant l'été, période où l'importance relative de cette espèce dans le régime alimentaire s'élevait à 68% (Crête & Jordan 1981). Plus tôt dans la saison, le sapin baumier (*Abies balsamea*) occupait une place importante avec 29% alors que l'érable à épis ne représentait que 24% du régime alimentaire (Crête & Jordan 1981). Ben-David et al. (2001) ont comparé les régimes alimentaires du caribou et de l'orignal en Alaska à l'aide d'analyses isotopiques d'échantillons sanguins. Ils ont obtenu des ratios d'isotope stables qui démontraient clairement une différenciation dans l'utilisation des ressources. Les originaux s'alimentaient principalement d'arbres, d'arbustes et de plantes aquatiques, alors que les caribous s'alimentaient de lichens et de plantes herbacées. Les champignons semblaient consommés par les deux espèces. Une étude réalisée au Yukon s'est quant à elle intéressée à comparer les régimes alimentaires estivaux et hivernaux d'une communauté d'ongulés, dont faisaient partie le caribou et l'orignal (Jung et al. 2015).

Ces auteurs rapportent qu'en saison estivale, les arbustes représentaient une ressource clé pour l'orignal et, dans une moindre mesure, pour le caribou. En effet, 91,2% du régime alimentaire des orignaux était composé d'arbustes alors que pour les caribous le pourcentage ne s'élevait qu'à 23,3%. La principale différence de régime entre le caribou et l'orignal se situait au niveau de la consommation de lichen qui était beaucoup plus élevée chez les caribous (30,5%) que chez les orignaux (2,4%). La consommation des carex et des joncs différait également entre le caribou (22,7%) et l'orignal (3,8%). Toutefois, l'indice de chevauchement des régimes alimentaires de Morisita ne s'élevait qu'à 0,44 entre les deux espèces de cervidés, ce que les auteurs considéraient comme un chevauchement modéré (Jung et al. 2015). Il importe de mentionner que ces résultats sur la proportion de différents items dans le régime alimentaire ne tiennent pas compte de la disponibilité de ces derniers dans le paysage. Puisque cette disponibilité des ressources est susceptible d'influencer l'utilisation qu'en font le caribou et l'orignal, le potentiel de compétition alimentaire entre ces deux espèces pourrait varier selon les régions et les écosystèmes. Ainsi, il importe d'évaluer le degré de compétition par exploitation entre le caribou et l'orignal dans des systèmes écologiques différents.

L'été constitue une saison cruciale pour le caribou et l'orignal. En effet, chez les cervidés, il s'agit de la période d'élevage des jeunes durant laquelle l'allaitement requiert beaucoup d'énergie pour les femelles (Ofstedal 1985, Post et al. 2003, Parker et al. 2009, Monteith et al. 2015). Cette période est également importante pour les mâles, puisque ces derniers doivent accumuler un maximum de réserves corporelles en prévision du rut (Miquelle 1990), moment de l'année où ils ne s'alimentent que très peu (Pintus et al. 2015) et dépensent beaucoup d'énergie pour les déplacements accrus et les affrontements entre mâles. Puisque le caribou et l'orignal font face à des besoins similaires durant l'été, une compétition pour les ressources, ayant pour effet de diminuer la disponibilité de ces dernières, pourrait entraîner d'importantes conséquences sur la valeur adaptative des caribous, qui sont beaucoup moins nombreux que les orignaux dans l'aire d'étude.

NOUVEAUX OUTILS BIOTECHNOLOGIQUES POUR L'ÉVALUATION DES RÉGIMES ALIMENTAIRES

La majorité des études portant sur le régime alimentaire des ongulés ont jusqu'à maintenant été basées sur l'analyse microhistologique des fèces (p. ex. : Hanley & Hanley 1982, Thomas et al. 1996, Fischer & Gates 2005). Chez les herbivores, cette technique consiste à identifier au microscope des fragments de cuticules de plantes permettant l'identification de ces dernières. Toutefois, une étude récente réalisée sur le régime alimentaire du caribou forestier en Ontario a démontré que cette méthode offrait une estimation inexacte du régime alimentaire, en plus de fournir une faible résolution taxonomique (Newmaster et al. 2013). Pour ces raisons, l'identification du contenu des fèces récoltées dans le cadre du projet actuel a été basée sur une méthode d'analyse génétique d'analyse par code-barres d'ADN (*lib. metabarcoding*). Cette méthode offre une résolution beaucoup plus élevée que l'analyse microhistologique (Newmaster et al. 2013). Elle consiste à extraire l'ADN d'un échantillon environnemental, puis d'amplifier par réaction en chaîne par polymérase (*polymerase chain reaction*, ci-après PCR) un fragment cible (code-barres) avec un couple d'amorces ayant été préalablement choisies (Pompanon et al. 2011). Le fragment cible représente une séquence de nucléotides variable entre les espèces, mais très conservée entre les individus appartenant à une même espèce (Pompanon et al. 2011). Le code-barres doit être précédé et suivi d'une zone de fixation pratiquement identique entre les espèces pour permettre l'amplification du fragment par PCR pour un vaste ensemble d'espèces, couvrant ainsi bon nombre de taxons (Pompanon et al. 2011). Suite à cette amplification, on se retrouve avec un mélange d'amplicons (c.-à-d. fragments d'ADN amplifiés par PCR) qui représente l'ADN des espèces contenues dans l'échantillon de départ (la fèces). Les dernières étapes consistent à séquencer ces amplicons et ensuite à les comparer à une base de référence contenant la séquence de plusieurs espèces (Pompanon et al. 2011).

OBJECTIFS, HYPOTHÈSES ET PRÉDICTIONS

La présente étude visait donc à évaluer le potentiel de compétition par exploitation pour les ressources alimentaires estivales entre le caribou et l'orignal vivant en sympatrie dans le Parc national de la Gaspésie. Plus précisément, notre objectif était de décrire le régime alimentaire des deux espèces et mesurer la similarité entre les régimes alimentaires, puis de comparer la composition des échantillons fécaux entre les quatre mois d'échantillonnage et entre les différentes strates d'altitude auxquelles ils ont été récoltés. Nous voulions ainsi tester l'hypothèse selon laquelle la composition du régime alimentaire est influencée par des facteurs comme la période de l'été et l'altitude qui varie dans l'aire d'étude 200 m à 1250 m, en raison de leur effet connu sur la disponibilité des ressources végétales. Nous prédisions que la similarité entre les régimes alimentaires serait plus grande en début d'été et à plus haute altitude, lorsque la disponibilité des plantes est moins élevée. Finalement, notre troisième objectif était de déterminer quelles espèces de plantes différenciaient les régimes alimentaires du caribou et de l'orignal, le cas échéant.

PRINCIPAUX RÉSULTATS

Les résultats suggèrent que la composition des régimes alimentaires du caribou et de l'orignal diffère en Gaspésie durant la période estivale. De plus, la similarité entre les régimes alimentaires ne changeait pas au cours de la période estivale ni selon les strates d'altitude échantillonnées. Ainsi, il semble que peu importe la disponibilité des plantes – qui elle, varie au long de l'été et du gradient d'altitude – les caribous et les orignaux semblent s'alimenter sur des espèces de plantes différentes.

CHAPITRE 1

RENCONTRE EN ALTITUDE : EST-CE QUE LES ORIGNAUX ET LES CARIBOUS COMPÉTITIONNENT POUR LA NOURRITURE?

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

Le caribou de la Gaspésie (*Rangifer tarandus caribou*) est une population en voie de disparition. Isolée au sud du Saint-Laurent, elle décline depuis plusieurs décennies en raison d'un aménagement forestier intensif. Ces perturbations ont entraîné entre autres, une augmentation importante des densités d'orignaux et enclenché des réponses numériques et fonctionnelles chez les prédateurs, menant ainsi à une situation de compétition apparente. Les orignaux sont maintenant fréquemment observés à des altitudes plus élevées, dans l'habitat préférentiel du caribou. Malgré le fait que ces deux espèces soient sympatriques à travers le Canada, peu d'études ont évalué avec précision le potentiel de compétition pour les ressources alimentaires. Dans cette étude, nous avons évalué le chevauchement potentiel entre les régimes des orignaux et des caribous pendant une période clé d'acquisition d'énergie et de nutriments chez les cervidés (juin à septembre). Pour ce faire, nous avons recueilli des échantillons fécaux des deux espèces le long d'un gradient altitudinal (de 200 m à 1250 m environ) et nous avons utilisé l'analyse par codes-barres d'ADN pour reconstituer les régimes alimentaires au niveau de l'espèce. La composition des espèces végétales différait entre les échantillons de caribous et d'orignaux. L'espèce de cervidé expliquait 40% de la variation de la dissimilarité entre les échantillons. La dissimilarité entre les régimes alimentaires restait sensiblement la même au fil des mois d'échantillonnage et le long du gradient altitudinal. L'indice global de Bray-Curtis entre les deux régimes alimentaires était de 0,72. L'aulne rugueux (*Alnus rugosa*), le gadelier amer (*Ribes triste*) (espèces presque exclusivement consommées par l'orignal) ainsi que le génévrier commun (*Juniperus communis*) et la prêle commune (*Equisetum arvense*) (espèces presque exclusivement consommées par le caribou) étaient

les espèces qui contribuaient le plus à la dissimilarité entre les régimes alimentaires. Ces résultats suggèrent que le potentiel de compétition alimentaire entre le caribou et l'orignal est relativement faible, malgré la forte densité d'orignaux causée par les activités humaines. Cette séparation des niches alimentaires entre les deux espèces pourrait résulter de la compétition passée. Elle pourrait également être expliquée du fait que la ségrégation des espèces n'est pas parfaite en raison de la proportion de temps passée dans les différentes strates d'altitude qui est inégale. Ainsi, il semble que les grandes densités d'orignaux en Gaspésie soient plus nuisibles à la population de caribou par le fait que ces deux espèces partagent des prédateurs communs, plutôt que par le fait qu'ils entrent en compétition pour les ressources alimentaires.

Ce premier article, intitulé « *Meeting Caribou in the Alpine: Do Moose Compete with Caribou for Food?* », a été corédigé avec mon directeur de recherche, Martin-Hugues St-Laurent, et mon codirecteur, Jean-Pierre Tremblay. J'ai toutefois assumé l'essentiel de la rédaction. Il sera soumis sous peu au journal scientifique *Ecosphere*, journal international à comité de révision par les pairs. En tant que première auteure, ma contribution à ce travail couvrait l'essentiel des analyses en laboratoire réalisées sous la supervision du chercheur Jean Bérubé, au Centre de Foresterie des Laurentides, ainsi que les analyses statistiques et géomatiques et la rédaction de l'article scientifique en découlant. Les professeurs Martin-Hugues St-Laurent et Jean-Pierre Tremblay ont fourni l'idée originale du projet en plus de participer à l'élaboration du design expérimental, au financement du projet et à la révision de l'article.

1.2 MEETING CARIBOU IN THE ALPINE: DO MOOSE COMPETE WITH CARIBOU FOR FOOD?

ABSTRACT

The Atlantic-Gaspésie caribou (*Rangifer tarandus caribou*) is an endangered population. Isolated on the south shore of the St. Lawrence River, it has been declining for several decades in response to intensive forest management. Such disturbances have led to an important increase in moose (*Alces americanus*) densities and triggered numerical and functional predator responses leading to apparent competition. Moose are now frequently observed at higher altitudes, in preferential caribou habitat. Despite extensive range overlap between these two species across Canada, few studies have precisely assessed the potential role of exploitative competition. In this study, we assessed the potential overlap between moose and caribou diets during a key period for energy and nutrient acquisition in cervids (June to September). To do so, we collected faeces from both species along an altitudinal gradient (from 200 m to 1250 m asl) and used DNA metabarcoding to reconstruct diet at the species level. Plant species composition differed between caribou and moose samples. Cervid species explained 40% of the variation in dissimilarity between samples. The differences in diets did not change from month to month or along the altitudinal gradient. The overall Bray-Curtis index between caribou and moose was 0.72. Speckled alder (*Alnus rugosa*) and wild redcurrant (*Ribes triste*) (species almost exclusively eaten by moose), as well as common Juniperus (*Juniperus communis*) and common horsetail (*Equisetum arvense*) (species almost exclusively consumed by caribou) were the species contributing the most to the dissimilarity between diets. All these results suggest that the potential for food competition between caribou and moose is

relatively low, even at artificially increased moose densities. This separation in food niche between both species could be the result of past competition, given their co-evolution in North America for ~ 15,000 years. It could also be explained by the fact that the segregation of species is not perfect since the proportion of time spent in different strata of altitude is unequal. Thus, it appears that the high densities of moose in Gaspésie are more harmful to the caribou population due to the fact these two species share common predators, rather than competing for food resources.

INTRODUCTION

Exploitative competition is a key mechanism regulating interactions between large herbivores (Belowsky 1986, Latham 1999). It occurs when the three following conditions are met: 1) overlap in habitat use, 2) shared diet in the overlapping habitat and 3) limited shared resources (De Boer & Prins 1990). Many studies on niche overlap have focused on interactions between native and human-introduced species such as livestock (Baldi et al. 2004, Li et al. 2008). In contrast, species naturally co-occurring in sympatry are expected to demonstrate a stronger resource partitioning because they coevolved under higher competition pressure (Connell 1980). For example, sympatric ungulates are known to use resources in a different way, as shown for grazing ungulates in the African savannah, which feed on different parts of the same plant species according to their nutrient requirements (Gwynne & Bell 1968). In North America, Hodder et al. (2013) showed that the overlap in diet between three sympatric ungulates (mule deer (*Odocoileus hemionus*), elk (*Cervus cephalus*) and moose (*Alces americanus*)) supported the theory that native sympatric herbivores display resource partitioning. However, the fragile equilibrium between sympatric species may have been recently disturbed by

intensive anthropogenic activities such as cropping, forestry and urbanization. These activities have deeply modified the landscape structure and composition (St-Laurent et al. 2009) by mixing flora and fauna that were previously isolated (Vitousek et al. 1997). Those new situations of co-occurrence between species may cause rapid niche changes (over less than a 100 years; Fitzpatrick et al. 2007), which may in turn represent a key factor in allowing successful invasion by new species (Pearman, 2008). For example, following the American mink invasion, the native European mink has been shown to switch its diet considerably over the course of a few years to reduce the overlap in food niche (Sidorovich et al. 2009).

Caribou and moose are two ruminant cervids from northern regions. Despite the fact that these two species are sympatric in both forest and tundra biomes, they generally live in different habitats (Boer 1998). In the boreal forest, caribou select areas found at a higher elevation with alpine shrubs while moose prefer mixed and early-seral habitats altered by human activities like linear features and logging (Peters et al. 2013). Accordingly, the intensive forest management that occurred over the last decades has been beneficial to moose populations and has strong increases in their densities (Crête 1988, Boan et al. 2011). This increase in moose abundance has in turn supported an increase in the densities of wolves (*Canis lupus*) and bears (*Ursus americanus*) (Wittmer et al. 2005), two common predators of both caribou and moose, linking these four large mammals in an apparent competition interaction (Holt 1977, 1984) known to be detrimental to caribou (Kinley & Apps 2001, Wittmer et al. 2007, 2010). In this multiple predator – multiple prey interaction, caribou populations are more vulnerable to decline, as they represent a least productive prey than moose (producing one calf annually while moose cows can

have twins; Bergerud 1974) and their preferential habitat is intensively altered (Fiesta-Bianchet et al. 2011, Environnement Canada 2012, Rudolph et al. 2017).

Moose densities found in Gaspésie are among the highest in the province of Québec, with estimates ranging from 1.1 to 3.3 moose in the surroundings of the Gaspésie National Park (Dorais & Lavergne 2010, Lamoureux et al. 2012). In recent years, tourists and park rangers frequently reported observations of moose at higher altitudes in summer within the preferential habitat of caribou (i.e. alpine tundra, subalpine forests). Despite the fact that moose and caribou now appear to share the same summer habitat, no study, to our knowledge, has assessed the potential for exploitative competition between these two species (but see Jung et al. 2015). The direct or indirect interactions between these species and the difficulty of evaluating the final resultant of these interactions (positive or negative) in the natural environment were the base of this study. We wanted to deepen our knowledge of the food competition relationship that these two deer could maintain, although competition by exploitation does not necessarily lead to demographic impacts.

Studies conducted in Alaska and Newfoundland found that caribou mainly fed on deciduous shrubs like willow (*Salix* spp.) (Boertje 1984) and birch (*Betula* spp.) (Bergerud 1972) during the summer, but they also fed on terrestrial lichens, forbs and graminoids. Berries (*Vaccinium uliginosum*: Bergerud 1972 and *V. Vitis-Ideae*: Boertje 1984) were also found in their diet. In Ontario, Thompson et al. (2014) used remote video cameras to assess seasonal diet composition of woodland caribou. They found that caribou fed mainly on terrestrial lichens, even in spring and summer, and on graminoids. In contrast, the summer diet of moose living at a high elevation in Colorado was largely composed of willow, but alder (*Alnus rugosa*), aspen (*Populus tremuloides*) and birch

were also among the consumed species (Dungan & Wright 2005). These previous studies were all based on microhistological faeces analyses, field observations and rumen content. This kind of analysis is unprecise and does not give a high taxonomic resolution (Newmaster 2013). Therefore, to provide a high taxonomic resolution and an accurate estimation of the diets of both species, we used DNA metabarcoding on fecal samples.

In this study, we aimed to assess the potential of exploitative competition between caribou and moose in the area of the Gaspésie National Park. We set the following three objectives: 1) describe the composition of moose and caribou diets and assess the similarity between them; 2) evaluate if the diet composition of caribou and moose changed over the summer (i.e. on a monthly basis, as a proxy of plant phenology) and along an altitudinal gradient; and 3) if diets were different, determine which plant species distinguished caribou and moose diets 4) apply metabarcoding for analysis of cervid diet.

METHODS

Study area

This study was conducted in the Gaspésie National Park, at the center of the Gaspé Peninsula, south of the St. Lawrence River (48°56'50.64" N, 66°07'20.49" O). Some of the highest peaks found in southern Quebec are located in this region. The climate is cold and humid, with an average rainfall of 1600 mm, of which 60% falls as snow (Boudreau 1981), and annual average temperatures ranging from 2.1 °C at low altitudes to -4.0 °C on summits (Gagnon 1970). The vegetation is typical of the boreal forest and belongs to the balsam fir (*Abies balsamea*) – white birch (*Betula papyrifera*) bioclimatic domain (Grandtner 1966). The altitudinal-climatic gradient shapes the extent of three distinct

vegetation belts: mountain (< 900 m), subalpine (900-1050 m) and alpine (> 1050 m) (Boudreau 1981).

Sample collection

As the Atlantic-Gaspésie caribou is recognized as an endangered species under the Species at Risk Act (SARA) (Environment Canada 2002), we used fecal analysis, a non-invasive sampling technique, to describe diet of both cervid species. Moose and caribou faeces were collected opportunistically in the caribou distribution range along an altitudinal gradient (ranging from 200 m to 1270 m asl). Only fresh faeces were collected to ensure that we based our analyses on samples that were a few hours or a few days old. Four sampling periods of 5 consecutive days each were conducted in June, July, August and September 2015. By spreading the sampling over a 4 month period along a considerable altitudinal gradient (> 1000 m) over the 830 km² study area, we minimised the probability of pseudoreplication from sampling the same individual multiple times. For each sample, we noted the date, location (GPS coordinates) and altitude. Samples were frozen as soon as possible while in the field, then transferred at -80 °C when back to the lab. Considering the cost of DNA barcoding analyses, we targeted a sample size of ~40 faeces for each species for the entire summer, i.e. 10 faeces by species for each of the 4 sampling periods.

Genetic analyses of faecal samples

Faeces were freeze-dried for 48 hours before being individually crushed with an ultra-centrifugal mill ZM 200 (Retsch ®). Genomic DNA from 15 mg of each faeces was extracted with DNeasy Plant kit (Qiagen) according to manufacturer's instructions. Dilution of 1:50 of moose and 1:500 of caribou faeces genomic DNA was

chosen after optimisation trials. We PCR amplified the plant chloroplast barcoding sequence trnL UAA intron using Taberlet et al. (2007) primers *c* and *d* located in exon 1 and 2 of the trnL gene. Since the caribou DNA extracts were more diluted, we added 2 more cycles to the PCR for these samples. We used a two-step PCR method with fusion tagged primers developed for Illumina. In PCR-1, using the Illumina fusion primers (see Table S1 for fusion primer constructs) we amplified the target region, then amplicons obtained were reamplified in PCR-2 with Illumina Universal Indexed primer 1 and Illumina Indexed Primer 2 compatible with Illumina technology. These primers contained an index sequence for tagging every sequence to a sample.

Each PCR 1 reaction contained 3 μ L of genomic DNA diluted 1/10, 2.5 μ L of PCR buffer 10X (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA), 50 mM MgCl₂, 10 μ M of each dNTPs, 1 ng BSA, 25 μ M of each of the Illumina Fusion Primer 1 and 2, 0.2 μ L of Platinum® Taq DNA Polymerase (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA). The final volume was adjusted to 25 μ L using 15.6 μ L of Ultrapure Water (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA). The PCR cycle parameters consisted of an initial denaturation at 95°C for 2 min, followed by 35 cycles of denaturation at 94°C for 20 s, annealing at 50°C for 60 s and extension at 72°C for 60 s, and a final extension step at 72°C for 10 min. The target amplicon products (~ 550 bases) were then verified for each PCR reaction on a 1.5% agarose gel.

Each PCR 2 reaction contained 1 μ L of PCR1 amplicons diluted 1/50, 2 μ L of PCR buffer 10X (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA), 50 mM MgCl₂, 10 μ M of each dNTPs, 25 μ M of each of the Illumina Universal Primer 1 and 2, 0.2 μ L of Platinum® Taq DNA Polymerase (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA). The final volume was adjusted to 23 μ L

using 12.6 μ L of Ultrapure Water (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA). The PCR cycle parameters consisted of an initial denaturation at 95°C for 10 min, followed by 15 cycles of denaturation at 95°C for 15 s, annealing at 60°C for 30 s and extension at 72°C for 60 s, and a final extension step at 72°C for 3 min.

Amplicons were then purified using an Agencourt® AMPure® XP (Beckman Coulter, Brea, CA, USA) magnetic PCR clean-up system to eliminate primer dimers (fragments < 80 bp) during the first purification (using a 1.8:1 volume ratio of magnetic beads for amplicons) and fragments smaller than 200 bp during the second purification (ratio 0.6:1). The clean PCR amplicons were quantified with Quant-iT™ Picogreen® ds DNA Assay kit (Invitrogen, Eugene, OR, USA). DNA concentrations were measured with a Fluoroskan Ascent Labsystem (Thermo Electron Corporation, Vantaa, Finland) with an excitation wavelength of 486 nm and an emission wavelength of 585 nm.

All samples that were tagged with differing indices were then pooled in equimolar amounts. Final quantification of pool, verification of primer artifact removal and amplicon quality check were done with the Agilent 2100 BioAnalyzer (Agilent Technologies, Santa Clara, CA, USA). Seventy-five ng of pooled DNA samples were sent to the Next-Generation Sequencing Platform, Genomics Centre, CHU de Québec-Université Laval Research Centre (Quebec city, QC, Canada) which performed a paired-end 300 bp sequencing using MiSeq Reagent Kit v3 (600-cycles) through an Illumina MiSeq system.

Bioinformatic

Sequence assembly was done using PANDASeq (Masella et al. 2012) and then filtered and trimmed with Illuminicut (Gagné & Bérubé 2017a). Sequences with homopolymer longer than 9 bp were removed with HomopRemover (Gagné & Bérubé 2017b) reads shorter than 120 bp were discarded. Dereplication on the full length of the set of sequences was performed before construction of clusters with MOTHUR v.1.28.0 (Schloss et al. 2009). The sequence set was then organized into clusters with USEARCH 64 bit (Edgar 2010) with a sequence similarity threshold of 97% to agglomerate DNA reads and form the molecular operational taxonomic unity (MOTU), our proxy for plant species eaten, the most abundant sequences type serving as cluster seeds. Representative sequences, which are the most frequent sequence in each MOTU, were extracted and then screened against Genbank databases using BLAST. Output Excel files were then organised by MOTU frequencies. MOTUs that were counted < 300 times and those found in only one faeces sample were removed from subsequent analyses, as they represented anecdotal consumption of a food item. Additionally, a value of 0 was given to a MOTU found < 10 times in one given sample.

Data analysis

We used sample-based rarefaction curves to determine if the sampling effort was high enough to be representative (Kartzinel et al. 2015, Grebemedhin et al. 2016). In order to visualize similarity between samples, we used non-metric multidimensional scaling (NMDS) on a presence – absence matrix using the Bray-Curtis distance, where a value of 0 means perfect similarity and a value of 1 means perfect dissimilarity (Bray & Curtis 1957). We performed the NMDS using a presence - absence matrix as it offers a

more conservative portrait of the diets than a frequency matrix of MOTUs' relative abundance (Grebemedhin et al. 2016). An NMDS was computed on the MOTUs encountered in more than 5 samples for each cervid species, resulting in a list of 18 MOTUs. Those 18 food items represented 93% and 94% of the number of sequence reads in the caribou and moose diets, respectively. We ran 50 iterations and the stress value was 0.18 ($k = 2$), which is relatively high, but still lower than 0.30, suggesting that the ordinations were not arbitrary and that the plots provide a realistic portrait of the original distances between caribou and moose samples (Legendre & Anderson 1999). We tested for significant difference in MOTU composition between factors such as species (caribou/moose), sampling month, elevation at which samples were collected and the interaction between species and month and between species and elevation using the *adonis* function (Oksanen et al. 2016). *Adonis* performs an analysis of variance with distance matrices using permutations and can accommodate both categorical and continuous variables (Oksanen et al. 2016). We used the proportion of different habitat types in a 1500-m radius buffer around each fecal sample collected as environmental variables. The variable 'Elevation' represents the average elevation of all the pixels (size 50m x 50m) found in a 1500-m radius buffer around each faeces collected. We tested different buffer sizes (500, 1000, 1500 and 2000 radius) to compensate for the fact that animals did not forage exactly at the location where samples were collected and we ultimately used a 1500-m radius buffer, as it explained the greatest proportion of variance in our analysis. We verified the assumption of homogeneous multivariate dispersion (Anderson 2001) with the *betadisper* function from the *vegan* package (Oksanen et al. 2016). We conducted a similarity percentage (SIMPER) analysis (999 permutations) to

discriminate MOTUs between caribou and moose samples; by doing so, we were able to determine which MOTU contributed the most to the overall Bray-Curtis dissimilarity between both species. We used R version 3.3.0 for all analyses (R Core Team 2016).

RESULTS

Diet description

Our opportunistic sampling resulted in 40 and 39 faeces of caribou and moose, respectively. We had to remove two caribou samples and one moose sample because of low DNA sequencing yield, ending with 38 samples from each species. Sequencing yielded a total of 910 066 DNA, after removing sequences that did not meet minimal distribution criteria (Table 1). We were able to identify 27 MOTUs at the species level and one MOTU at the genus level (*Betula*), since it was impossible to differentiate *B. glandulosa* from *B. papyrifera*, using trnL sequence. Finally, 1 MOTU was identified at the family level (*Asteraceae*). Sample-based accumulation curves for both ungulate species approached asymptotes, meaning that more samples would not have improved the identification rate of MOTUs (Figure S1). Twenty-nine different MOTUs were identified in moose samples, while only 20 MOTUs were found in caribou faeces (Table 1). The number of MOTU per individual caribou samples ranged from 1 to 10 (mean=5.1), and from 3 to 14 in individual moose samples (mean=7.7). We listed consumed MOTUs and marked those present in more than 5 samples for both species (Table 1). MOTUs most frequently found in caribou samples were common juniper (*Juniperus communis*), balsam fir, birch (*Betula spp.*) and common horsetail (*Equisetum arvense*). These MOTUs have been identified respectively in 89%, 76%, 63% and 61% of the collected caribou faeces (Table 1). For moose, MOTU most frequently found in faeces were birch (97%),

speckled alder (*Alnus rugosa*) (84%), northern redcurrant (*Ribes triste*) (68%) and balsam fir (53%; Table 1).

Similarity between diets

The NMDS suggest that two distinct groups exist in our dataset, representing caribou and moose samples (Figure 1A). Species located near the origin of the NMDS plot (i.e. *Vaccinium Vitis-Idaea*, *Vaccinium uliginosum*, *Abies balsamea* and *Betula spp.*) were the most represented shared species found in both caribou and moose samples. The assumption of homogeneous multivariate dispersion between groups was respected ($F_{(1)}=0.17$, $n.perm=99$, $P=0.67$). MOTU composition differed between caribou and moose samples ($F_{(1)}=56.46$ $P>0.001$; see Table 2); the herbivore species explained 40% of variance of the Bray-Curtis distance in the presence – absence matrix of the samples. MOTU composition differed between months ($F_{(3)}=2.73$ $P=0.01$), but it only explains 6% of the difference in sample composition. Diet composition changed slightly from June to September (Figure 1). However, the interaction between species and months was only marginally significant ($F_{(3)}=1.93$, $P=0.045$) and explained a low portion of total variance ($R^2=0.04$). This suggests that dissimilarity between caribou and moose diet was just slightly changing throughout summer months (see Figure 1B, C, D and E). MOTU composition also differed along the altitudinal gradient ($F_{(1)}=3.82$; $P=0.02$), suggesting that samples collected at different elevations were more dissimilar than samples collected at comparable altitudes; still, this factor only explained 3% of the dissimilarity between species (Table 2).

Alnus rugosa, *J. communis*, *R. triste* and *E. arvense* were the most important MOTU helping to discriminate caribou and moose samples since their contribution to the

dissimilarity index was significant ($P < 0.001$) and reached 0.37 when cumulated (Table 3). Other MOTUs such as *Sorbus americana*, *Acer spicatum*, *Betula spp.*, *Rubus idaeus* and *Salix bebbiana* also significantly contributed to the dissimilarity index, but their contribution was lower (Table 3). The overall Bray-Curtis dissimilarity index between caribou and moose samples yielded by the SIMPER analysis reached 0.72.

DISCUSSION

We studied the summer diet of caribou and moose within the range of an endangered population of mountain caribou where moose are found at very high densities. Consumed plant species composition differed between caribou and moose, explaining 40% of the variation in dissimilarity between samples. The differences in diet did not change through months or along the altitudinal gradient and the overall Bray-Curtis index between caribou and moose was relatively high, confirming distinction between both diets.

Niche breadth and similarity

Moose exhibited a broader food niche than caribou, with 29 MOTUs identified in moose samples vs. 20 in caribou samples. Moose are known to be a generalist herbivore (Belowski 1981). However, Jung et al. (2015) highlighted a wider niche breadth for caribou in Yukon and it has been shown that individuals could be forced to add alternative species to their diet when resources are scarce, a situation observed for Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra*) in Italy by La Morgia & Bassano (2009) and for Black rhinoceros (*Diceros bicornis*) by Landman et al. (2013) in Africa. *Betula spp.* (representing both white birch (*Betula papyrifera*) and American dwarf birch (*Betula glandulosa*)) was the food item most frequently found in moose fecal samples. Moose did

not favour *Betula* consumption during the summer in Colorado (Dungan & Wright 2005) but was the main food item found in rumen collected in September in Sweden (Palo & Wallin 1996) and was amongst the selected species in Norway in summer (Hjeljord et al. 1990). This reflects how the selection of a specific food item can vary depending on its availability or the availability of other species (Vivas & Saether 1987).

Juniperus communis and *Equisetum arvense* were the most frequently found MOTU in caribou samples. To our knowledge, we are the first to document the use of *J. communis* in the caribou summer diet, although Bergerud (1969) observed a herd feeding mainly on this species in a wintering area disturbed by wildfire. Some studies on animal nutrition reported that *J. communis* is a highly caloric food item (Rolando & Laiolo 1997, Rodríguez & Obeso 2000), while another suggested that *E. arvense* was a notable source of sodium, potassium and calcium (Staaland et al. 1983).

However, it is important to note that at the moose densities observed in the study area, the availability of white birch is likely to be greatly reduced (Renecker & Schwartz, 1998). Also, balsam fir regeneration in fir stands of the mountain belt (< 900m) seems to be constrained by many factors among which overbrowsing by moose (Nadeau Fortin et al. 2016). Consequently, despite the fact that both cervids consume different food resources that may limit the competition intensity, we cannot exclude a relative important potential of competition between caribou and moose for both balsam fir and white birch stems, two important food resources that are supporting intensive browsing pressure in our study area.

The composition of the summer diet differed between caribou and moose samples. Several studies demonstrated that such resource partitioning between sympatric species is a result of past competition (caribou and bison: Fischer & Gates 2005, Alpine chamois and mouflon (*Ovis gmelini musimon*): Darmon et al. 2012, mule deer (*Odocoileus hemionus*), moose and elk (*Cervus elaphus*): Hodder et al. 2013). The oldest fossils of caribou found in North America suggest species occupancy is ~50 000 years old (Banfield 1961), while there is no evidence of moose presence in North America > 15 000 years ago (Hundertmark et al. 2002). Therefore, caribou and moose could have been living in sympatry on the same continent for the past ~15 000 years, suggesting they have coevolved to reduce exploitative competition. Our results suggest that this evolving differentiation in food niche remains observable under the recent and important increases in moose densities in the range of Gaspésie caribou. Ben-David et al. (2001) compared caribou and moose summer diets in Alaska using stable isotopes and obtained similar results to ours. They showed that isotopic ratios were significantly different between caribou and moose, suggesting they had a different diet. According to their results, caribou were mainly feeding on herbaceous vegetation, while moose were feeding mostly on shrubs. However, in our case, caribou do not seem to use herbaceous vegetation. Indeed, it seems that mosses and horsetails, rather than herbaceous plants, contribute to the distinction of caribou and moose diets. However, the lack of information on the relative abundance of each item in faeces prevents the interpretation of competition intensity for each species identified in the samples.

Factors influencing dissimilarity

MOTU composition of moose and caribou samples slightly changed throughout the summer and according to elevation. Thomas et al. (1996) found that diet composition of mountain caribou changed between summer months, reflecting changing preferences. Indeed, they reported that the proportions of fragments of terrestrial lichens, *Salix* and graminoids changed over the months of June to August (Thomas et al. 1996). Dungan & Wright (2005) obtained similar results for moose, with the proportion of major plant species consumed changing over time during summer. Plant availability is known to change according to phenology (Klein 1990) and altitude (Hebblewhite et al. 2008). However, we found no interaction between species and sampling month and between species and sample elevation, suggesting that resource partitioning between caribou and moose is strong enough to persist even when resource availability changes through summer or along the altitudinal gradient. The overall dissimilarity between caribou and moose diet was relatively high, as was closer to 1. As a comparison, Krüger et al. (2013), who studied the diet of insectivorous bats during autumn migration and summer residence, obtained a Bray-Curtis index value of 0.84, and thus concluded that the similarity between the two diets was quite low.

Alnus rugosa, *J. communis*, *R. triste* and *E. arvense* contributed the most to that dissimilarity. *A. rugosa* and *R. triste* were almost exclusively consumed by moose, while *J. communis* and *E. arvense* were mainly eaten by caribou.

Limitations

We performed our statistical analysis on MOTU occurrence (presence/absence) to ensure a conservative evaluation of the species consumed by caribou and moose (Gebremedhin et al. 2016), considering that the abundance of MOTUs in faeces can be influenced by the

animal's digestion and the sequencing process. However, we recognize that not accounting for the abundance of plant species in samples limit our interpretation of their relative importance in species diets. Moreover, since pseudoreplication of individual animals in our samples remains possible despite the extensive distribution of our sampling over space and time, the niche breadth of caribou and moose from our study area could be larger than suggested by our results.

CONCLUSION

The potential for exploitative competition between caribou and moose in Gaspésie in summer appears to be low, even with a high moose density. The inability to consider the importance of mushroom and lichen consumption in the study of diets may lead to overestimation of the potential for competition between caribou and moose. However, it would be interesting to proceed to further analyses in the future to see if resource partitioning between caribou and moose is stable or to see if one species is slowly excluding the other.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to C. Isabel, M. L'Italien and P. Lévesque from the Société des Établissements de Plein Air du Québec (SÉPAQ) for providing logistical support in the Gaspésie National Park. Thanks to our field assistants, A. Lafontaine and G. Turgeon, to J. Dubé, M. Cadotte and M. Paradis for their support in DNA-metabarcoding analyses and to P. Gagné for bioinformatic analyses. Many thanks to A. Loison, J. Bêty and K. Malcolm for comments on an earlier version of this manuscript. Thanks to the Canadian

Forest Service (Laurentian Forestry Centre), and to the Research Center of the Centre Hospitalier de l'Université Laval. This work was supported by the Fonds de Recherche du Québec—Nature et Technologies (FRQNT), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC Discovery Grant #386661-2010 to M.-H. St-L.), the Société des Établissements de Plein Air du Québec and the Université du Québec à Rimouski (Fonds Institutionnel de Recherche). V. Christopherson was supported by an EnviroNorth (NSERC-CREATE) scholarship.

LITERATURE CITED

- Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32-46.
- Baldi, R., A. Pelliza-Sbriller, D. Elston & S. Albon. 2004. High potential for competition between guanacos and sheep in Patagonia. *Journal of Wildlife Management*, 68, 924-938.
- Banfield, A.W.F. 1961. A revision of the reindeer and caribou genus Rangifer. National Museum of Canada, Bulletin 177, Biological Series 66. Ottawa, Ontario. 137 pages.
- Belovsky, G. E. 1981. Food plant selection by a generalist herbivore: the moose. *Ecology*, 62, 1020-1030.
- Belovsky, G. E. 1986. Generalist herbivore foraging and its role in competitive interactions. *American Zoologist*, 26(1), 51-69.
- Ben-David, M., E. Shochat & L. G. Adams. 2001. Utility of stable isotope analysis in studying foraging ecology of herbivores: examples from moose and caribou. *Alces*, 37(2), 421-435.
- Bergerud, A.T. 1969. The Caribou Have Returned. *Ecology*, 50(5), 940-941.
- Bergerud, A.T. 1972. Food habits of Newfoundland caribou. *The Journal of Wildlife Management*, 913-923.
- Bergerud, A.T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. *The Journal of Wildlife Management*, 38:757-770.

- Bérubé, J. & P. Gagné. 2017a. Illuminicut. GitHub repository, <https://github.com/Patg13/Illumicut>.
- Bérubé, J. & P. Gagné. 2017b. HomopRemover. GitHub repository, <https://github.com/Patg13/HomopRemover>.
- Boan, J. J., B.E. McLaren & J. R. Malcolm. 2011. Influence of post-harvest silviculture on understory vegetation: implications for forage in a multi-ungulate system. *Forest ecology and management*, 262(9), 1704-1712.
- Boer, A. H. 1998. Interspecific relationships. Pages 337-349 in *Ecology and Management of the North American Moose*, C. C. Schwartz, A. W. Franzmann, and R. E. McCabe, editors. Smithsonian Institution, Washington, DC, USA.
- Boertje, R.D. 1984. Seasonal diets of the Denali caribou herd, Alaska. *Arctic*, 161-165.
- Boudreau, F. 1981. Écologie des étages alpins et subalpins du Mont Jacques-Cartier, Parc de la Gaspésie, Québec. Mémoire de maîtrise, Université Laval, Québec.
- Bray, J.R. & J.T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological monographs*, 27(4), 325-349.
- Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35:131-138.
- Crête, M. 1988. Forestry practices in Québec and Ontario in relation to moose population dynamics. *The Forestry Chronicle*, 64(3), 246-250.

- Darmon, G., C. Calenge, A. Loison, J. M. Jullien, D. Maillard & J. F. Lopez. 2012. Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography*, 35(1), 44-53.
- De Boer, W.D. & H.H.T. Prins. 1990. Large herbivores that strive mightily but eat and drink as friends. *Oecologia*, 82(2), 264-274.
- Dorais, M. & D. Lavergne. 2010. Inventaire aérien de l'orignal dans la réserve faunique des Chic-Chocs à l'hiver 2010, ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'expertise (Énergie, Faune, Forêts, Mines, Territoire) de la Gaspésie-Îles-de-la-Madeleine, Caplan, 12 pp.
- Dungan, J. D. & R.G. Wright. 2005. Summer diet composition of moose in Rocky Mountain National Park, Colorado. *Alces*, 41, 139-146.
- Edgar, R. C. 2010. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. *Bioinformatics* 26:2460-2461.
- Environnement Canada. 2002. Loi sur les espèces en péril au Canada (annexe 1). <http://lois.justice.gc.ca/PDF/S-15.3.pdf> (En ligne). Mise à jour le 8 décembre 2016 - Page consultée le 19 décembre 2016.
- Environnement Canada. 2012. Plan de rétablissement du caribou de la Gaspésie (2002-2012) - Mise à jour février 2006. 76 p.
- Festa-Bianchet, M., J. C. Ray, S. Boutin, S. D. Côté & A. Gunn. 2011. Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future 1 1 This review is part of the virtual

- symposium “Flagship Species–Flagship Problems” that deals with ecology, biodiversity and management issues, and climate impacts on species at risk and of Canadian importance, including the polar bear (*Ursus maritimus*), Atlantic cod (*Gadus morhua*), Piping Plover (*Charadrius melodus*), and caribou (*Rangifer tarandus*). *Canadian Journal of Zoology*, 89(5), 419-434.
- Fischer, L. A., & C. C. Gates. 2005. Competition potential between sympatric woodland caribou and wood bison in southwestern Yukon, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 83(9), 1162-1173.
- Fitzpatrick, M. C., J. F. Weltzin, N. J. Sanders, R. R. & Dunn. 2007. The biogeography of prediction error: why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range?. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1), 24-33.
- Gagnon, R.-M. 1970. Climat des Chics-Chocs. Ministère des ressources naturelles, Québec.
- Gebremedhin, B., Ø. Flagstad, A. Bekele, D. Chala, V. Bakkestuen, S. Boessenkool, M. Popp, G. Gussarova, A. Schrodén-Nielsen, S. Nemomissa, N. Chr. Stenseth, L.S Epp & C. Brochmann. 2016. DNA metabarcoding reveals diet overlap between the endangered walia ibex and domestic goats-implications for conservation. *PloS one*, 11(7), e0159133.
- Grandtner, M. M. 1966. La végétation forestière du Québec méridional. Presses de l'Université Laval, Québec.
- Gwynne, M. D. & R. H. V Bell. 1968. Selection of vegetation components by grazing ungulates in the Serengeti National Park.

- Hebblewhite, M., E. Merrill & G. McDermid. 2008. A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. *Ecological monographs*, 78(2), 141-166.
- Hjeljord, O., N. Hövik & H. B. Pedersen. 1990. Choice of feeding sites by moose during summer, the influence of forest structure and plant phenology. *Ecography*, 13(4), 281-292.
- Hodder, D. P., R.V. Rea, & S. Crowley. 2013. Diet content and overlap of sympatric mule deer (*Odocoileus hemionus*), moose (*Alces alces*), and elk (*Cervus elaphus*) during a deep snow winter in north-central British Columbia, Canada. *Canadian Wildlife Biology and Management*, 2, 43-50.
- Hoeck, H. N. 1989. Demography and competition in hyrax. *Oecologia*, 79(3), 353-360.
- Holt, R. D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *The American Naturalist*, 124(3), 377-406.
- Holt, R. D. 1977. Predation, Apparent Competition, and the Structure of Prey Communities. *Theoretical Population Biology*. 12, 197-229.
- Hundertmark, K.J., G.F. Shields, I.G. Udina, R.T. Bowyer, A.A. Danilkin & C.C. Schwartz. 2002. Mitochondrial phylogeography of moose (*Alces alces*): late Pleistocene divergence and population expansion. *Molecular phylogenetics and evolution*, 22(3), 375-387.

- Jung, T.S., S.A. Stotyn & S.M. Czetwertynski. 2015. Dietary overlap and potential competition in a dynamic ungulate community in northwestern Canada. *The Journal of Wildlife Management*, 79(8), 1277-1285.
- Kartzinel, T.R., P.A. Chen, T.C. Coverdale, D.L. Erickson, W.J. Kress, M.L. Kuzmina, D.I. Rubenstein, W. Wang, & R.M. Pringle. 2015. DNA metabarcoding illuminates dietary niche partitioning by African large herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(26), 8019-8024.
- Klein, D. R. 1990. Variation in quality of caribou and reindeer forage plants associated with season, plant part, and phenology. *Rangifer*, 10(3), 123-130.
- Kinley, T.A., & C.D. Apps. 2001. Mortality patterns in a subpopulation of endangered mountain caribou. *Wildlife Society Bulletin*, 29:158-164.
- Krüger, F., E. L. Clare, W. O. Symondson, O. Keišs & G. Pētersons. 2014. Diet of the insectivorous bat *Pipistrellus nathusii* during autumn migration and summer residence. *Molecular ecology*, 23(15), 3672-3683.
- La Morgia, V. & B. Bassano. 2009. Feeding habits, forage selection, and diet overlap in Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra* L.) and domestic sheep. *Ecological Research*, 24(5), 1043-1050.
- Lamoureux, J., M. Bélanger & C. Larocque. 2012. Inventaire aérien de l'orignal dans les réserves fauniques de Matane et de Dunière, à l'hiver 2012. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'expertise Faune-Forêts-Territoire du Bas-Saint-Laurent, Rimouski, 40 pp.

- Landman, M., D. S. Schoeman & G. I. Kerley. 2013. Shift in black rhinoceros diet in the presence of elephant: Evidence for competition? *PLoS One*, 8(7), e69771.
- Latham, J. 1999. Interspecific interactions of ungulates in European forests: an overview. *Forest ecology and management*, 120(1), 13-21.
- Li, Z., Z. Jiang & C. Li. 2008. Dietary Overlap of Przewalski's Gazelle, Tibetan Gazelle, and Tibetan Sheep on the Qinghai-Tibet Plateau. *The Journal of Wildlife Management*, 72(4), 944-948.
- Legendre, P., & M. J. Anderson. 1999. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological monographs*, 69(1), 1-24.
- Masella, A. P., Bartram, A. K., Truszkowski, J. M., Brown, D. G., & Neufeld, J. D. (2012). PANDAseq: paired-end assembler for illumina sequences. *BMC bioinformatics*, 13(1), 31.
- McLoughlin, P.D., E. Dzus, B. Wynes & S. Boutin. 2003. Declines in populations of woodland caribou. *Journal of Wildlife Management*, 67, 755-761.
- Nadeau Fortin, M. A., L. Sirois & M. H. St-Laurent. 2016. Extensive forest management contributes to maintain suitable habitat characteristics for the endangered Atlantic-Gaspésie caribou. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(7), 933-942.
- Newmaster, S. G., I.D. Thompson, R.A. Steeves, A.R. Rodgers, A.J. Fazekas, J. R. Maloles, R.T. McMullin & J.M. Fryxell. 2013. Examination of two new technologies to assess the diet

- of woodland caribou: video recorders attached to collars and DNA barcoding. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(10), 897-900.
- Oksanen, J., G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. Henry, H. Stevens & H. Wagner. 2016. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-5. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Palo, R. T. & K. Wallin. 1996. Variability in diet composition and dynamics of radiocaesium in moose. *Journal of applied ecology*, 1077-1084.
- Pearman, P. B., A. Guisan, O. Broennimann & C. F. Randin. 2008. Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(3), 149-158.
- Peters, W., M. Hebblewhite, N. DeCesare, F. Cagnacci & M. Musiani. 2013. Resource separation analysis with moose indicates threats to caribou in human altered landscapes. *Ecography*, 36(4), 487-498.
- R Development Core Team. 2007. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Renecker, L.A. & C. C. Schwartz. 1998. Food habits and feeding behavior. In: Franzmann A.W. & Schwartz, C.S. (eds.). *Ecology and management of the North American moose*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. p. 403–440.
- Robbins, C. 2012. Wildlife feeding and nutrition. Academic, New York, New York, USA.
- Rodríguez, A. E. & J.R. Obeso. 2000. Diet of the Cantabrian capercaillie: geographic variation and energetic content. *Ardeola*, 47(1), 77-83.

- Rolando, A., & P. Laiolo. 1997. A comparative analysis of the diets of the chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax* and the alpine chough *Pyrrhocorax graculus* coexisting in the Alps. *Ibis*, 139(2), 388-395.
- Rudolph, TD, Drapeau, P, Imbeau, L., Brodeur, V., Légaré, S., and St-Laurent, M.-H. 2017. Demographic responses of boreal caribou to cumulative disturbances highlight elasticity of range-specific tolerance thresholds. *Biodiversity and Conservation* (in press)
- Schloss, P. D., S. L. Westcott, T. Ryabin, J. R. Hall, M. Hartmann, E. B. Hollister, R. A. Lesniewski, B. B. Oakley, D. H. Parks, C. J. Robinson, J. W. Sahl, B. Stres, G. G. Thallinger, D. J. Van Horn & C. F. Weber. 2009. Introducing mothur: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities. *Applied and Environmental Microbiology*. 75:7537-7541.
- Sidorovich, V. E., A. G. Polozov & A. Zalewski. 2010. Food niche variation of European and American mink during the American mink invasion in north-eastern Belarus. *Biological Invasions*, 12(7), 2207-2217.
- Skogland, T. 1985. The effects of density-dependent resource limitations on the demography of wild reindeer. *The Journal of Animal Ecology*, 359-374.
- St-Laurent, M. H., C. Dussault, J. Ferron & R. Gagnon. 2009. Dissecting habitat loss and fragmentation effects following logging in boreal forest: conservation perspectives from landscape simulations. *Biological Conservation*, 142(10), 2240-2249.
- Staaland, H., I. Brattbakk, K. Ekern & K. Kildemo. 1983. Chemical composition of reindeer forage plants in Svalbard and Norway. *Ecography*, 6(2), 109-122.

- Thomas, d. C., e. J. Edmonds & W. K. Brown. 1996. The diet of woodland caribou populations in west-central Alberta. *Rangifer*, 16, 337-342.
- Thompson, I. D., P. A. Wiebe, E. Mallon, A. R. Rodgers, J. M., Fryxell, J. A., Baker, J. A., & D. Reid. 2014. Factors influencing the seasonal diet selection by woodland caribou (*Rangifer tarandus tarandus*) in boreal forests in Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, 93(2), 87-98.
- Vitousek, P.M., H.A. Mooney, J. Lubchenco & J.M, Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325), 494-499.
- Vivas, H. J. & B. E. Saether. 1987. Interactions between a generalist herbivore, the moose *Alces alces*, and its food resources: an experimental study of winter foraging behaviour in relation to browse availability. *The Journal of Animal Ecology*, 509-520.
- Wittmer, H. U., A. R. Sinclair & B. N. McLellan. 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia*, 144(2), 257-267.
- Wittmer, H.U., B. N. McLellan, R. Serrouya & C.D. Apps. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of animal ecology*, 76(3), 568-579.

Table 1 List of plant species identified by best BLAST match from GenBank in the diet of caribou and moose in the Gaspésie National Park during summer 2015. Bolded characters are MOTUs found in more than 5 caribou faeces. Underlined MOTUs are present in more than 5 faeces of moose. Sorting is done according to frequency in caribou faeces.

Plant	No. of sequence reads		Proportion of the number of sequences		Frequency in samples (n=38)	
	caribou	moose	caribou	moose	caribou	moose
<i>Juniperus communis</i>	133 684	140	0.45	0	34	5
<u><i>Abies balsamea</i></u>	8 716	41 113	0.03	0.07	29	20
<u><i>Betula spp.</i></u>	29 321	375 286	0.1	0.62	24	37
<i>Equisetum arvense</i>	99 243	6 468	0.33	0.01	23	3
<i>Ptilidium ciliare</i>	2 758	112	0.01	0	15	2
<u><i>Vaccinium Vitis-Idaea</i></u>	1 907	17 225	0.01	0.03	12	13
<u><i>Cornus canadensis</i></u>	506	4 137	0	0.01	10	16
<i>Pleurozium schreberi</i>	313	1 265	0	0	9	4
<i>Dicranum fuscescens</i>	258	614	0	0	9	1
<u><i>Vaccinium uliginosum</i></u>	1 357	1 468	0	0	8	8
<i>Asteraceae sp.</i>	152	436	0	0	4	1
<i>Equisetum hyemale</i>	6 278	269	0.02	0	3	1
<u><i>Alnus rugosa</i></u>	4 269	49 570	0.01	0.08	2	32
<u><i>Ribes triste</i></u>	3 639	52 812	0.01	0.09	2	26
<u><i>Sorbus americana</i></u>	136	5 982	0	0.01	2	21
<u><i>Picea glauca</i></u>	708	1 707	0	0	2	10
<u><i>Equisetum sylvaticum</i></u>	2 110	7 831	0.01	0.01	2	9
<i>Ranunculus reptans</i>	227	140	0	0	2	1
<u><i>Salix Bebbiana</i></u>	28	2 585	0	0	1	14
<i>Splachnum sphaericum</i>	4 337	14 851	0.01	0.02	1	4
<u><i>Acer spicatum</i></u>	0	13 417	0	0.02	0	17
<u><i>Rubus idaeus</i></u>	0	1 673	0	0	0	17
<i>Fragaria virginiana</i>	0	309	0	0	0	7
<i>Zea mays</i>	0	4 858	0	0.01	0	7
<i>Trientalis borealis</i>	0	1 597	0	0	0	5
<i>Sphagnum russowii</i>	0	417	0	0	0	4
<i>Epilobium angustifolium</i>	0	404	0	0	0	3
<i>Pinus strobus</i>	0	1 615	0	0	0	2
<i>Tayloria serrata</i>	0	682	0	0	0	2

Table 2 Results of the analysis of variance with distance matrices using permutations (*adonis* analysis) based on 999 permutations to compare MOTU composition between factors (species, month, altitude) and their interactions, based on faeces collected in the Gaspésie National Park during summer 2015. Degrees of freedom (df), F statistics, model fit (R^2) and *P*-values are shown.

Variables	df	F	R^2	p
Species	1	56.46	0.40	0.00
Month	3	2.73	0.06	0.01
Altitude	1	3.82	0.03	0.02
Species:months	3	1.93	0.04	0.045
Species:altitude	1	0.99	0.01	0.43
Residuals	66		0.47	
Total	75		1.00	

Table 3 Results from the similarity percentage (SIMPER) analysis, showing the average contribution of each MOTU to overall Bray-Curtis dissimilarity between caribou and moose fecal samples collected in the Gaspésie National Park during summer 2015. Cumulative contribution (sum of average contribution to overall dissimilarity) and their associated *P*-values are also shown.

MOTU	Average contribution to overall dissimilarity (sd)	% caribou samples	% moose samples	Cumulative contribution	p
<i>Alnus rugosa</i>	0.07 (0.04)	0.05	0.84	0.10	0.00
<i>Juniperus communis</i>	0.07 (0.04)	0.89	0.13	0.20	0.00
<i>Ribes triste</i>	0.06 (0.04)	0.05	0.68	0.28	0.00
<i>Equisetum arvense</i>	0.05 (0.05)	0.61	0.08	0.35	0.00
<i>Abies balsamea</i>	0.05 (0.05)	0.76	0.53	0.42	0.07
<i>Sorbus americana</i>	0.05 (0.04)	0.05	0.55	0.48	0.00
<i>Acer spicatum</i>	0.04 (0.05)	0.00	0.45	0.53	0.00
<i>Cornus canadensis</i>	0.04 (0.04)	0.26	0.42	0.59	0.12
<i>Betula spp.</i>	0.04 (0.05)	0.63	0.97	0.64	0.00
<i>Rubus idaeus</i>	0.04 (0.05)	0.00	0.45	0.69	0.00
<i>Vaccinium Vitis.Idaea</i>	0.04 (0.04)	0.32	0.34	0.75	1.00
<i>Ptilidium ciliare</i>	0.03 (0.04)	0.39	0.05	0.79	0.02
<i>Salix Bebbiana</i>	0.03 (0.04)	0.03	0.37	0.84	0.00
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0.03 (0.04)	0.21	0.21	0.87	1.00
<i>Pleurozium schreberi</i>	0.02 (0.04)	0.24	0.11	0.91	1.00
<i>Picea glauca</i>	0.02 (0.04)	0.05	0.26	0.94	0.00
<i>Equisetum sylvaticum</i>	0.02 (0.04)	0.05	0.24	0.97	0.01
<i>Dicranum fuscescens</i>	0.02 (0.04)	0.24	0.03	1.00	0.30

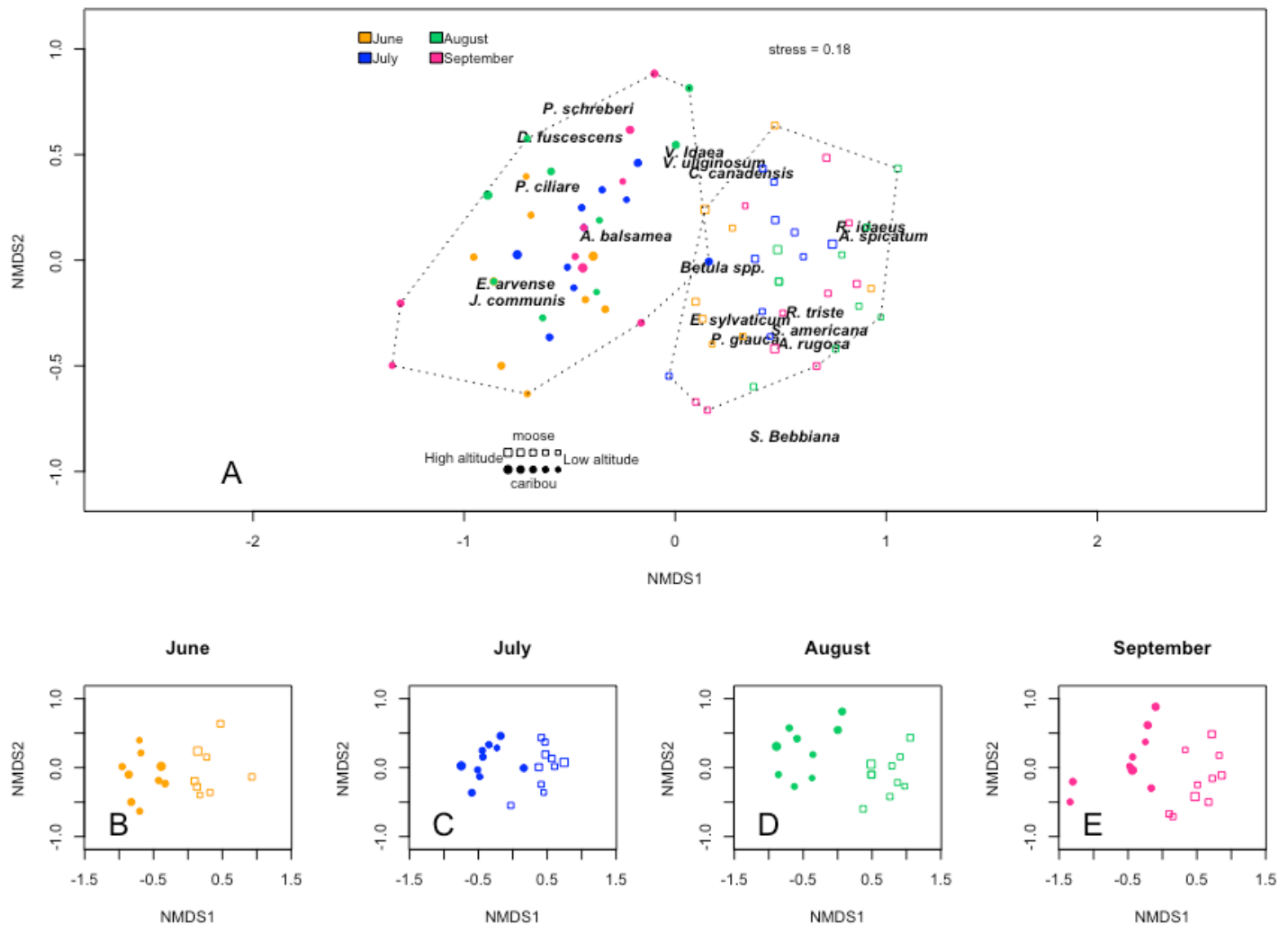


Figure 1 The difference in the specific composition of the samples is illustrated by A) Non-metric multidimensional scaling (NMDS) using Bray-Curtis distance on a presence/absence matrix of the MOTUs found in more than five samples collected in the Gaspésie National Park during summer 2015 for both species (16 different MOTUs). In order to better visualize changes in dissimilarity between months, we plotted separately samples for each month: B) June, C) July, D) August and E) September. Note that some symbols are overlapping within species.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

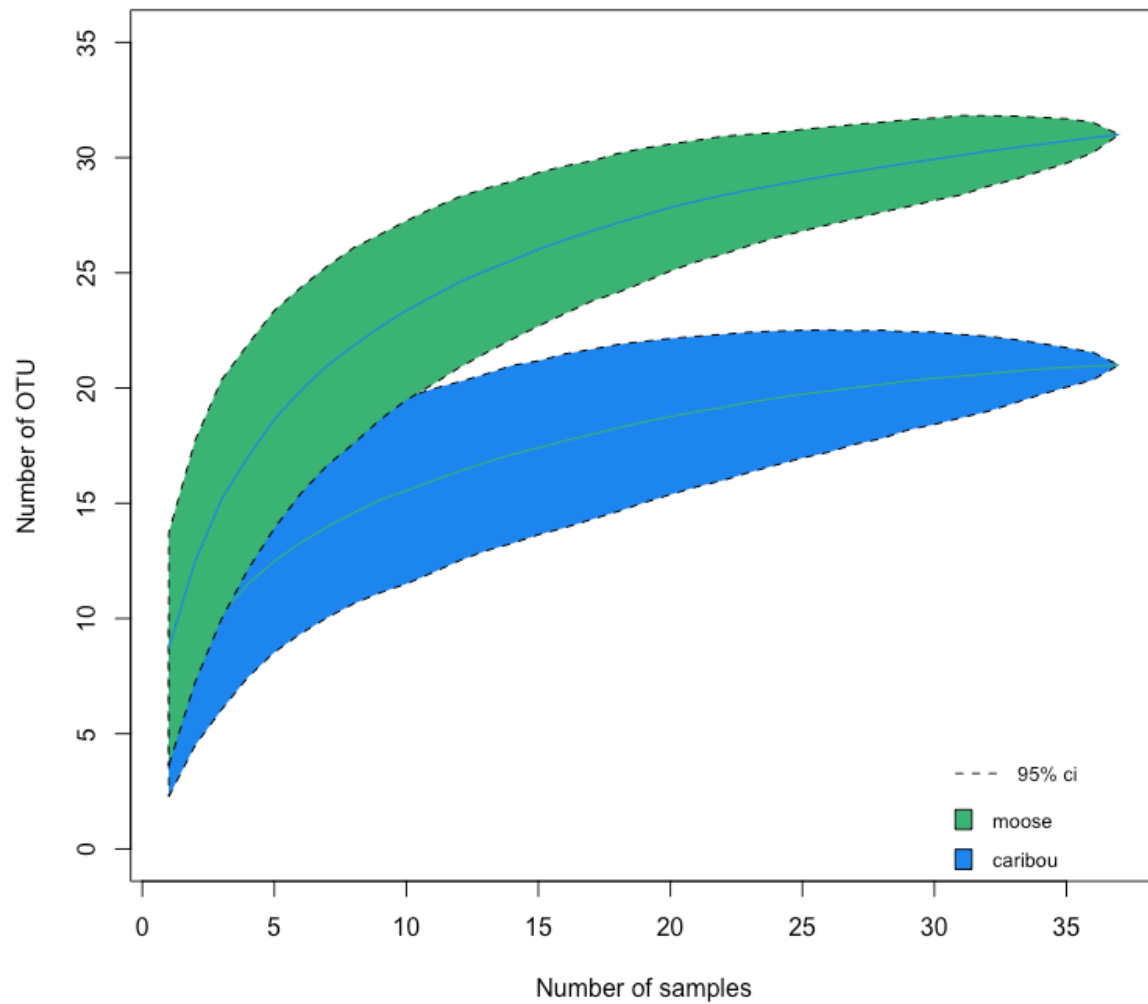


Figure S1 Sample-based rarefaction curves for caribou and moose (n=38) fecal samples collected in the Gaspésie National Park during summer 2015; only MOTUs found in >10 sequence reads were considered.

Table S1 Construction of trnL primers for PCR1

trnL primer	Plant specific trnL barcode primer sequence	Reference
trnL c	CGAAATCGGTAGACGCTACG	Taberlet et al. 2007
trnL d	GGGGATAGAGGGACTTGAAC	Taberlet et al. 2007
*c and d primers give amplicons of 550bp		
Illumina Fusion Primer 1		
	3' Partial Read 1 Sequencing primer	Stager
		Barcode specific sequence
A-trnL-c_PCR1-For0N	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTCTTCCGATCT	CGAAATCGGTAGACGCTACG
B-trnL-c_PCR1-For1N	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTCTTCCGATCT	CGAAATCGGTAGACGCTACG
C-trnL-c_PCR1-For2N	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTCTTCCGATCT	CGAAATCGGTAGACGCTACG
D-trnL-c_PCR1-For3N	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTCTTCCGATCT	CGAAATCGGTAGACGCTACG
Illumina Fusion Primer 2		
	Read 2 Sequencing primer	
E-trnL-d_PCR1-Rev0N	GTGACTGGAGTTCAGACGTGTGCTCTTCCGATCT	GGGGATAGAGGGACTTGAAC
F-trnL-d_PCR1-Rev1N	GTGACTGGAGTTCAGACGTGTGCTCTTCCGATCT	GGGGATAGAGGGACTTGAAC
G-trnL-d_PCR1-Rev2N	GTGACTGGAGTTCAGACGTGTGCTCTTCCGATCT	GGGGATAGAGGGACTTGAAC
H-trnL-d_PCR1-Rev3N	GTGACTGGAGTTCAGACGTGTGCTCTTCCGATCT	GGGGATAGAGGGACTTGAAC

Table S2 Construction of PCR 2 primers

IDT	Illumina Universal Primer 1		
	5' Illumina Adapter	Index i5	5' Read 1 sequencing primer
S502-i5-1	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC	CTCTCTAT	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTC
S503-i5-2	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC	TATCCTCT	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTC
S505-i5-3	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC	GTAAGGAG	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTC
S506-i5-4	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC	ACTGCATA	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTC
S507-i5-5	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC	AAGGAGTA	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTC
S508-i5-6	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC	CTAAGCCT	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTC
S510-i5-7	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC	CGTCTAAT	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTC
S511-i5-8	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC	TCTCTCCG	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTC
S513-i5-9	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC	TCGACTAG	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTC
S515-i5-10	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC	TTCTAGCT	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTC
S516-i5-11	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC	CCTAGAGT	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTC
S517-i5-12	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC	GCGTAAGA	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTC
S518-i5-13	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC	CTATTAAG	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTC
S520-i5-14	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC	AAGGCTAT	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTC
S521-i5-15	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC	GAGCCTTA	ACACTCTTTCCCTACACGACGCTC

IDT	Illumina Indexed Primer 2		
	3'Illumina adapter	Index i7	Partial Read 2 sequencing primer
N701-i7-1	CAAGCAGAAGACGGCATACGAGAT	TCGCCTTA	GTGACTGGAGTTCAGACG
N702-i7-2	CAAGCAGAAGACGGCATACGAGAT	CTAGTACG	GTGACTGGAGTTCAGACG
N703-i7-3	CAAGCAGAAGACGGCATACGAGAT	TTCTGCCT	GTGACTGGAGTTCAGACG
N704-i7-4	CAAGCAGAAGACGGCATACGAGAT	GCTCAGGA	GTGACTGGAGTTCAGACG
N705-i7-5	CAAGCAGAAGACGGCATACGAGAT	AGGAGTCC	GTGACTGGAGTTCAGACG
N706-i7-6	CAAGCAGAAGACGGCATACGAGAT	CATGCCTA	GTGACTGGAGTTCAGACG
N707-i7-7	CAAGCAGAAGACGGCATACGAGAT	GTAGAGAG	GTGACTGGAGTTCAGACG
N710-i7-8	CAAGCAGAAGACGGCATACGAGAT	CAGCCTCG	GTGACTGGAGTTCAGACG
N711-i7-9	CAAGCAGAAGACGGCATACGAGAT	TGCCTCTT	GTGACTGGAGTTCAGACG
N712-i7-10	CAAGCAGAAGACGGCATACGAGAT	TCCTCTAC	GTGACTGGAGTTCAGACG
N714-i7-11	CAAGCAGAAGACGGCATACGAGAT	TCATGAGC	GTGACTGGAGTTCAGACG
N715-i7-12	CAAGCAGAAGACGGCATACGAGAT	CCTGAGAT	GTGACTGGAGTTCAGACG
N716-i7-13	CAAGCAGAAGACGGCATACGAGAT	TAGCGAGT	GTGACTGGAGTTCAGACG
N718-i7-14	CAAGCAGAAGACGGCATACGAGAT	GTAGCTCC	GTGACTGGAGTTCAGACG
N719-i7-15	CAAGCAGAAGACGGCATACGAGAT	TACTACGC	GTGACTGGAGTTCAGACG

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif général de ce projet était d'approfondir les connaissances sur le potentiel de compétition alimentaire entre les caribous (*Rangifer tarandus caribou*) et les orignaux (*Alces americanus*) vivant en sympatrie. Cet objectif était d'autant important que la situation du caribou de la Gaspésie, la population à l'étude, est préoccupante – voire alarmante – l'espèce étant actuellement identifiée « espèce en voie de disparition » par le gouvernement canadien (Environnement Canada 2002). Alors que le potentiel de compétition apparente entre l'orignal et le caribou a été documenté dans différentes régions du Canada (Seip 1992, Kinley & Apps 2001, Wittmer et al. 2007, 2010), peu d'information existait quant à la similarité de leur régime alimentaire estival en milieu montagnard, où les deux cervidés utilisent les étages forestiers, subalpins et alpins. Ainsi, ce projet visait à évaluer le potentiel de compétition par exploitation pour les ressources alimentaires entre le caribou et l'orignal dans le Parc de la Gaspésie, en utilisant l'analyse d'échantillons fécaux, une méthode non-invasive permettant de limiter autant que possible le dérangement des individus.

Nos résultats suggèrent que les caribous et les orignaux occupent des niches alimentaires distinctes. La composition des régimes alimentaires était significativement différente entre les deux espèces. Ainsi, les caribous et les orignaux s'alimentaient d'espèces de plantes différentes en dépit de la disponibilité, qui elle, est connue pour changer selon la période de l'été et selon le gradient altitudinal. La séparation des niches observée entre les deux cervidés pourrait être le résultat d'une compétition passée (Connell 1980). Elle peut également être attribuable au fait que même si les orignaux sont de plus en

plus observés sur les sommets, la proportion de temps passée dans les différentes strates d'altitude est inégale.

Nos résultats semblent ainsi corroborer ceux d'études précédentes réalisées dans l'ouest de l'Amérique du Nord, à savoir que le potentiel de compétition entre ces deux cervidés serait relativement faible (Ben-David et al. 2001, Jung et al. 2015). En effet, selon les analyses moléculaires effectuées dans le cadre de cette étude, le régime alimentaire des orignaux était composé d'arbustes et d'espèces ligneuses, tandis que le régime alimentaire des caribous était composé à la fois de prêles, de mousses et d'arbres et d'arbustes.

Sur le plan théorique, cette étude offre une démonstration empirique en support à certaines théories sur la compétition alimentaire. D'abord, nos résultats suggèrent effectivement que la coexistence de grands herbivores sympatriques peut s'expliquer par le partage des ressources (Kartzinel et al. 2015). En effet, la compétition par exploitation survient lorsque les trois conditions suivantes sont réunies : il existe un chevauchement dans l'utilisation de l'habitat et dans l'utilisation de ressources alimentaires et les ressources partagées sont limitées (Belovsky 1986, De Boer & Prins 1990, Latham 1999). Dans ce cas-ci, les caribous et les orignaux démontrent clairement un chevauchement dans l'utilisation de l'habitat de par les nombreux indices de présence et par les observations directes des deux espèces aux mêmes endroits. Cependant, les résultats que nous avons obtenus soulignent qu'ils utilisent différentes ressources alimentaires, réduisant grandement le potentiel de compétition par exploitation. De plus, les espèces qu'ils partagent sont généralement des espèces abondantes dans le paysage. Ainsi, notre étude a permis de confirmer que des changements marqués dans l'abondance d'une espèce en raison de l'intervention humaine, ne se traduisent pas forcément en une augmentation importante de la compétition avec les autres espèces présentes dans l'environnement. Il semble que contrairement à des situations d'introduction d'espèces, la coévolution et la séparation des

niches alimentaires du caribou et de l'orignal rendent possible leur coexistence et ce, même à des densités élevées d'originaux.

Limites de l'étude

Bien que la méthode utilisée lors de cette étude soit d'une excellente précision, la faible abondance du caribou de la Gaspésie et la nécessité de récolter des échantillons fécaux frais a nécessité un échantillonnage opportuniste et aléatoire, ce qui fait que les caractéristiques propres à l'animal excréteur (p. ex. sexe, stade de maturité, condition physique) n'étaient pas accessibles, bien qu'il soit possible d'obtenir des informations individuelles à partir d'échantillons fécaux frais. Nous ne pouvons écarter hors de tout doute la surreprésentation d'individus dans les analyses. Cependant, cette éventualité nous paraît plutôt faible, étant donné les précautions prises lors de l'échantillonnage (sélection de fèces selon différentes morphologies). De même, il était impossible de circonscrire le secteur et l'altitude exacts des sites d'alimentation des individus puisque les fèces n'étaient pas associées au suivi télémétrique d'originaux ou de caribous. Ces informations pourraient être utiles afin de clarifier la relation entre la sélection d'habitat à fine échelle, les caractéristiques individuelles et le régime alimentaire (voir p. ex. Lesmerises et al. 2015 chez l'ours noir, *Ursus americanus*). Bien entendu, l'obtention de telles informations nécessite la capture d'individus pour la pose de colliers GPS, en plus de suivre de façon précise ces animaux marqués afin de récolter leurs fèces, ce qui constitue une méthode plus invasive que l'échantillonnage opportuniste réalisé. Il existe aussi depuis peu des colliers munis de caméras qui permettent l'identification des espèces de plantes consommées (voir Thompson et al. 2014). Cependant, il semble que la précision de l'identification des végétaux soit moindre qu'avec une méthode moléculaire (Newmaster et al. 2013). Nous avons également étudié la consommation des champignons et de lichens par les deux espèces. Les résultats n'ont pas été pris en compte pour le mémoire, puisque 98% des séquences d'ADN appartenaient à des champignons microscopiques ou coprophiles, c.-à-d. des champignons

qui sont involontairement consommé ou qui se développent sur les fèces une fois excrétées. Les champignons macroscopiques et les lichens ne représentaient quant à eux que seulement 2% des séquences d'ADN retrouvées dans les fèces et étaient largement plus consommés par les caribous que par les orignaux, pour qui cette source de nourriture semblait peu profitable. Dans la littérature, il semble que les lichens et les champignons soient des ressources alimentaires utilisées par les caribous, notamment les lichens terricoles (Launchbaugh & Urness 1992, Thomas et al. 1996, Thompson et al. 2014), alors que les champignons macroscopiques sont une source de minéraux et d'eau (Launchbaugh & Urness 1992). Même si les caribous étaient de plus grands consommateurs de champignons et de lichens que les orignaux, il est difficile d'inférer sur l'importance de ces ressources dans le régime alimentaire. En effet, puisque l'identification des champignons (incluant les lichens puisqu'ils sont identifiés par le champignon qui les compose, voir Kelly et al. 2011) et des plantes est réalisé à partir de régions différentes dans l'ADN (*internal transcribed spacer*, ITS pour les champignons et gène *trnL* pour les plantes), il était préférable d'effectuer le séquençage des brins d'ADN en deux temps, d'abord pour l'ADN des champignons et ensuite pour l'ADN des plantes afin d'assurer de la justesse du séquençage. Ainsi, il nous a été impossible de quantifier la proportion qu'occupait la consommation de champignons et de lichens par rapport à la consommation de plantes. De plus, le faible pourcentage de séquences d'ADN de lichens et de champignons macroscopiques pourrait également être expliqué par la grande digestibilité des lichens et des champignons macroscopiques qui a certainement pu influencer la quantité d'ADN retrouvée dans les échantillons fécaux récoltés. Par ailleurs, l'impossibilité de prendre en compte l'importance de la consommation de champignons et de lichens dans l'étude du régime alimentaire peut faire en sorte que l'on surestime le potentiel de compétition entre le caribou et l'orignal puisque l'on ne considère uniquement les végétaux vasculaires. De plus, l'absence d'information sur l'abondance relative de chaque item dans les fèces limite l'interprétation de l'intensité de la compétition pour chaque espèce identifiée dans les

échantillons. En effet, les espèces végétales consommées à la fois par le caribou et l'orignal pourraient induire un certain niveau de compétition entre les deux espèces de cervidés si l'importance respective de ces espèces végétales dans leur régime alimentaire respectif s'avérait importante, ou que la disponibilité relative des ressources partagées devenait limitante.

Implications pour la conservation du caribou de la Gaspésie

Le sort de la population de caribou de la Gaspésie s'avère incertain (Frenette 2017). La relation que le caribou entretient avec l'orignal, aussi indirecte soit-elle, semble un élément clé dans le déclin de cette population, même si les résultats de la présente étude semblent indiquer que les espèces présentent des régimes alimentaires plutôt distincts. Par ailleurs, il serait intéressant et pertinent de coupler les résultats de notre étude avec des données physiologiques quantifiant le stress alimentaire afin de voir si les individus suivis démontrent des signes de carences pouvant ultimement affecter leurs taux vitaux (Crête & Huot 1993). En effet, même si nos résultats suggèrent que le potentiel de compétition pour les ressources alimentaires entre le caribou et l'orignal serait actuellement faible, la compétition alimentaire pourrait s'additionner à d'autres pressions écologiques potentiellement néfastes pour le caribou. En effet, la mortalité accrue des adultes et des faons supportée par le partage de prédateurs communs avec l'orignal a déjà été identifiée comme étant la cause proximale du déclin du caribou (Kinley & Apps 2001, Wittmer et al. 2007, 2010), une situation exacerbée par un aménagement forestier intensif déstabilisant le système en faveur de l'orignal et des prédateurs (St-Laurent et al. 2009, Nadeau Fortin et al. 2016, Frenette 2017). De plus, il importe de ne pas négliger l'impact que peut avoir l'échange de maladies et de parasites entre ces deux espèces (Vors & Boyce 2009) une situation actuellement à l'étude dans notre équipe (Turgeon et al. *soumis*). Cette réalité est d'autant plus actuelle que la très grande majorité des orignaux de la région (ainsi que quelques caribous de la Gaspésie) ont été confirmés comme porteurs de la tique d'hiver

(*Dermacentor albipictus*), un acarien qui cause une détérioration de la condition physique générale et qui peut ultimement entraîner la mort des individus touchés (Musante et al. 2007, Lankester 2010). Cependant, la propagation de la tique pourrait être limitée en altitude. En effet, après l'accouplement des tiques, les femelles gorgées de sang se laissent tomber au sol pour aller y pondre leurs œufs et mourir. Par contre en altitude, les tiques tomberaient dans la neige limitant leur propagation.

La présence de touristes peut également avoir un impact sur les caribous. En été, les femelles caribous présentaient des réponses comportementales variées par rapport à la présence de randonneurs en fonction de leur statut, à savoir si elles avaient un faon ou non. Bien que les femelles avec un faon semblaient moins vigilantes que les femelles sans faon (Lesmerises et al. 2017), le fait de profiter de la présence humaine comme bouclier contre les prédateurs ne semble pas suffisant pour assurer la survie de leur progéniture, puisque la mortalité juvénile reste encore la cause principale du déclin de cette population (Frenette 2017). Il semble que les grandes densités d'orignaux en Gaspésie soient plus nuisibles à la population de caribou par le fait que ces deux espèces partagent des prédateurs communs, plutôt que par le fait qu'ils entrent en compétition pour les ressources alimentaires.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AARSSSEN, L. W. 1983. Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition. *American Naturalist*, 707-731.
- AHRESTANI, F. S., I. M. HEITKÖNIG, H. MATSUBAYASHI & H. H. PRINS. 2016. Grazing and Browsing by Large Herbivores in South and Southeast Asia. In *The Ecology of Large Herbivores in South and Southeast Asia* (pp. 99-120). Springer Netherlands.
- BASTILLE-ROUSSEAU, G., J. A. SCHAEFER, S. P. MAHONEY & D. L. MURRAY. 2013. Population decline in semi-migratory caribou (*Rangifer tarandus*): intrinsic or extrinsic drivers?. *Canadian Journal of Zoology*, 91(11), 820-828.
- BELOVSKY, G. E. 1986. Generalist herbivore foraging and its role in competitive interactions. *American Zoologist*, 26(1), 51-69.
- BEN-DAVID, M., E. SHOCHAT & L. G. ADAMS. 2001. Utility of stable isotope analysis in studying foraging ecology of herbivores: examples from moose and caribou. *Alces*, 37(2), 421-435.
- BERGERUD, A. T., W. WYETT & B. SNIDER. 1983. The role of wolf predation in limiting a moose population. *The Journal of Wildlife Management*, 977-988.
- BERGERUD, A. T. & R. E. PAGE. 1987. Displacement and dispersion of parturient caribou at calving as antipredator tactics. *Canadian Journal of Zoology*, 65, 1597-1606.
- BOISJOLY, D. 2007. Sélection de l'habitat par le coyote, *Canis latrans*, dans le contexte de la conservation du caribou de la Gaspésie (Doctoral dissertation, Université du Québec à Rimouski).

- BOUDEAU, M. 2017. Impacts de 25 ans d'aménagement forestier intensif sur l'habitat du caribou de la Gaspésie et de ses prédateurs. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 116 p.
- BROWN, W. L., & E. O. WILSON. 1956. Character displacement. *Systematic zoology*, 5(2), 49-64.
- CASWELL, H. 1978. Predator-mediated coexistence: a nonequilibrium model. *The American Naturalist*, 112(983), 127-154.
- CIROS-PÉREZ, J., M. J. CARMONA & M. SERRA. 2001. Resource competition between sympatric sibling rotifer species. *Limnology and Oceanography*, 46(6), 1511-1523.
- CLUTTON-BROCK, T. H., A. W. ILLIUS, K. WILSON, B. T. GRENFELL, A. D. C. MACCOLL & S. D. ALBON. 1997. Stability and instability in ungulate populations: an empirical analysis. *American Naturalist*, 195-219.
- CONNELL, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 131-138.
- COSEWIC. 2011. Designatable Units for Caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa. 88 pp.
- COSEPAC. 2014. Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur le caribou (*Rangifer tarandus*), population de Terre-Neuve, population de la Gaspésie-Atlantique et population boréale, au Canada. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. Ottawa. xxiv + 144 p. (www.registrelep-sararegistry.gc.ca/defaultssout_f.cfm).
- COTHRAN, R. D., K. A. HENDERSON, D. SCHMIDENBERG & R. A. RELYEA. 2013. Phenotypically similar but ecologically distinct: differences in competitive ability and predation risk among amphipods. *Oikos*, 122(10), 1429-1440.
- CRÊTE, M. et A. DESROSIERS, 1995. Range expansion of coyotes, *Canis latrans*, threatens a remnant herd of caribou, *Rangifer tarandus*, in southeastern Québec. *Canadian Field-Naturalist*, 109: 227-235.

- CRÊTE, M., & J. HUOT. 1993. Regulation of a large herd of migratory caribou: summer nutrition affects calf growth and body reserves of dams. *Canadian Journal of Zoology*, 71(11), 2291-2296.
- CRETE, M. & P. A JORDAN. 1981. Régime alimentaire des orignaux du sud-ouest québécois pour les mois d'avril à octobre. *Canadian Field-Naturalist*, 95, 50-56.
- DE BOER, W. D. & H. H. T. PRINS. 1990. Large herbivores that strive mightily but eat and drink as friends. *Oecologia*, 82(2), 264-274.
- DENRYTER, K. A., R. C. COOK, J. G. COOK & K. L. PARKER. 2017. Straight from the caribou's (*Rangifer tarandus*) mouth: detailed observations of tame caribou reveal new insights into summer–autumn diets. *Canadian Journal of Zoology*, 95(2), 81-94.
- DORAIS, M. & D. LAVERGNE. 2010. Inventaire aérien de l'orignal dans la réserve faunique des Chic-Chocs à l'hiver 2010, ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'expertise (Énergie, Faune, Forêts, Mines, Territoire) de la Gaspésie–Îles-de-la-Madeleine, Caplan, 12 pp.
- DUNCAN, A. J. & D. P. POPPI. 2008. Nutritional ecology of grazing and browsing ruminants. Pages 89-116 in *The Ecology of Browsing and Grazing*, I.J. Gordon and H.H.T. Prins, editors. Springer, Berlin, Heidelberg.
- DUMONT, A. Impact des randonneurs sur les caribou *Rangifer tarandus caribou* du parc de la Gaspésie. 1993. Mémoire de maîtrise. Université Laval, Québec.
- ENVIRONNEMENT CANADA. 2002. Lois sur les espèces en péril au Canada (annexe 1). <http://lois.justice.gc.ca/PDF/S-15.3.pdf> (En ligne). Mise à jour le 8 décembre 2016 - Page consultée le 19 décembre 2016.
- FISCHER, L. A. & C. C. GATES. 2005. Competition potential between sympatric woodland caribou and wood bison in southwestern Yukon, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 83(9), 1162-1173.
- FRENETTE, J. 2017. Démographie et viabilité de la population de caribous de la Gaspésie-Atlantique. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 119 p.

- GAUDRY, W. 2013. Impact des structures anthropiques linéaires sur la sélection d'habitat du caribou, de l'ours noir et du coyote en Gaspésie. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski. 115 pp.
- GURNELL, J., L. A. WAUTERS, P. W. LURZ & G. TOSI. 2004. Alien species and interspecific competition: effects of introduced eastern grey squirrels on red squirrel population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 73(1), 26-35.
- HANLEY, T. A., & K.A. HANLEY. 1982. Food resource partitioning by sympatric ungulates on Great Basin rangeland. *Journal of Range Management*, 152-158.
- HOFMANN, R.R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78(4), 443-457.
- HUTCHINSON, G. E. 1957. Cold spring harbor symposium on quantitative biology. *Concluding remarks*, 22, 415-427.
- ILLIUS, A. W. & I. J. GORDON. 1987. The allometry of food intake in grazing ruminants. *Journal of Animal Ecology*, 989-999.
- JIANG, L., & P. J. MORIN. 2007. Temperature fluctuation facilitates coexistence of competing species in experimental microbial communities. *Journal of animal ecology*, 76(4), 660-668.
- JUNG, T.S., S.A. STOTYN & S.M. CZETWERTYNSKI. 2015. Dietary overlap and potential competition in a dynamic ungulate community in northwestern Canada. *Journal of Wildlife Management*, 79(8), 1277-1285.
- KARTZINEL, T.R., P.A. CHEN, T.C. COVERDALE, D.L. ERICKSON, W.J. KRESS, M.L. KUZMINA, D.I. RUBENSTEIN, W. WANG, & R.M. PRINGLE. 2015. DNA metabarcoding illuminates dietary niche partitioning by African large herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(26), 8019-8024.
- KELLY, L. J., P.M. HOLLINGSWORTH, B.J. COPPINS, C.J. ELLIS, P. HARROLD, J. TOSH & R. YAHR. 2011. DNA barcoding of lichenized fungi demonstrates high identification success in a floristic context. *New Phytologist*, 191(1), 288-300.

- KIESECKER, J. M., & A. R. BLAUSTEIN. 1999. Pathogen reverses competition between larval amphibians. *Ecology*, 80(7), 2442-2448.
- KINLEY, T. A., & C. D. APPS. 2001. Mortality patterns in a subpopulation of endangered mountain caribou. *Wildlife Society Bulletin*, 158-164.
- LANKESTER, M. W. 2010. Understanding the impact of meningeal worm, *Parelaphostrongylus tenuis*, on moose populations. *Alces*, 46, 53-70.
- LAMOUREUX, J., A. PELLETIER, M. BÉLANGER, & C. LAROCQUE. 2007. Inventaire aérien de l'orignal dans les réserves fauniques de Matane et de Dunière, à l'hiver 2007. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'expertise Faune-Forêts-Territoire du Bas-Saint-Laurent, Rimouski, 30 pp.
- LAMOUREUX, J., M. BÉLANGER, & C. LAROCQUE. 2012. Inventaire aérien de l'orignal dans les réserves fauniques de Matane et de Dunière, à l'hiver 2012. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'expertise Faune-Forêts-Territoire du Bas-Saint-Laurent, Rimouski, 40 pp.
- LATHAM, J. 1999. Interspecific interactions of ungulates in European forests: an overview. *Forest Ecology and Management*, 120(1), 13-21.
- LAUNCHBAUGH, K. L. & P. J. URNESS. 1992. Mushroom consumption (mycophagy) by North American cervids. *Great Basin Naturalist*, 321-327.
- LESMERISES, F., C.J. JOHNSON & M.-H. ST-LAURENT. 2017. Refuge or predation risk? Alternate ways to perceive hiker disturbance based on maternal state of female caribou. *Ecology and Evolution* 7: 845-854
- LESMERISES, R., L. REBOUILLAT, C. DUSSAULT & M. H. ST-LAURENT. 2015. Linking GPS telemetry surveys and scat analyses helps explain variability in black bear foraging strategies. *PloS One*, 10, e0129857.
- LOSOS, J. B. 2000. Ecological character displacement and the study of adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(11), 5693-5695.

- MINISTÈRE DES FORÊTS, DE LA FAUNE ET DES PARC. 2016. Tique d'hiver de l'original. [En ligne]. <https://mffp.gouv.qc.ca/faune/sante-maladies/tique-original.jsp>. Page consultée le 4 janvier 2016
- MINOT, E. O., & C. M. PERRINS. 1986. Interspecific interference competition-nest sites for blue and great tits. *Journal of Animal Ecology*, 331-350.
- MIQUELLE, D. G. 1990. Why don't bull moose eat during the rut? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27, 145-151.
- MOISAN, G. 1956. Le caribou de Gaspé I. Histoire et distribution. *Naturaliste canadien*, 83, 225-234.
- MONTEITH, K. L., R. W. KLAVER, K.R. HERSEY, A.A. HOLLAND, T. P. THOMAS & M. J. KAUFFMAN. 2015. Effects of climate and plant phenology on recruitment of moose at the southern extent of their range. *Oecologia*, 178(4), 1137-1148.
- MORIN, M., 2016. Inventaire aérien de la population de caribou de la Gaspésie (Rangifer tarandus caribou) – Automne 2016. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la gestion de la faune de la Gaspésie-Îles-de-la-Madeleine. 9 p.
- MORISITA, M. 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Memoirs of the Faculty of Science. Kyushu University. E, 2(21), 5-235.
- MOSNIER, A., J. P. OUELLET, L. SIROIS & N. FOURNIER. 2003. Habitat selection and home-range dynamics of the Gaspé caribou: a hierarchical analysis. *Canadian Journal of Zoology*, 81, 1174-1184.
- MUSANTE, A. R., P.J. PEKINS & D. L. SCARPITTI. 2007. Metabolic impacts of winter tick infestations on calf moose. *Alces*, 43, 101-110.
- NADEAU FORTIN, M. A., L. SIROIS & M. H. ST-LAURENT. 2016. Extensive forest management contributes to maintain suitable habitat characteristics for the endangered Atlantic-Gaspésie caribou. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(7), 933-942.

- NEWMASER, S. G., I.D. THOMPSON, R.A. STEEVES, A.R. RODGERS, A.J. FAZEKAS, J. R. MALOLES, R.T. MCMULLIN & J.M. FRYXELL. 2013. Examination of two new technologies to assess the diet of woodland caribou: video recorders attached to collars and DNA barcoding. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(10), 897-900.
- OFTEDAL, O. T. 1985. Pregnancy and lactation. *Bioenergetics of Wild Herbivores*, 10, 215-238.
- OUELLET, J. P., J. FERRON & L. SIROIS. 1996. Space and habitat use by the threatened Gaspé caribou in southeastern Quebec. *Canadian Journal of Zoology*, 74(10), 1922-1933.
- PACALA, S., & J. ROUGHGARDEN. 1982. Resource partitioning and interspecific competition in two two-species insular *Anolis* lizard communities. *Science*, 217(4558), 444-446.
- PARKER, K.L., P.S BARBOZA & M.P. GILLINGHAM. 2009. Nutrition integrates environmental responses. *Functional Ecology*, 23(1): 57–69.
- PINTUS, E., S. UCCHEDDU, K.H. RØED, J.P GONZALÉZ, J. CARRANZA, M. NIEMINEN & Ø HOLAND. 2015. Flexible mating tactics and associated reproductive effort during the rutting season in male reindeer (*Rangifer tarandus*, L. 1758). *Current Zoology*, 61(5), 802-810.
- POMPANON, F., E. COISSAC & P. TABERLET. 2011. Metabarcoding, une nouvelle façon d’analyser la biodiversité. *Biofutur*, 319, 30-32.
- POST, E., P.S. BØVING,, C. PEDERSEN & M.A. MACARTHUR. 2003. Synchrony between caribou calving and plant phenology in depredated and non-depredated populations. *Canadian Journal of Zoology*, 81(10), 1709-1714.
- SCHOENER, T. W. 1976. Alternatives to Lotka-Volterra competition: models of intermediate complexity. *Theoretical Population Biology*, 10(3), 309-333.
- SEIP, D. R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 70(8), 1494-1503.

- SINCLAIR, A. R. E., S. MDUMA & J. S. BRASHARES. 2003. Patterns of predation in a diverse predator–prey system. *Nature*, 425:288–290
- SMITH, K. G. 2005. Effects of nonindigenous tadpoles on native tadpoles in Florida: evidence of competition. *Biological Conservation*, 123(4), 433-441.
- STEWART, K. M., R. T. BOWYER, J. G. KIE, N. J. CIMON & B. K. JOHNSON. 2002. Temporospacial distributions of elk, mule deer, and cattle: resource partitioning and competitive displacement. *Journal of Mammalogy*, 83(1), 229-244.
- ST-LAURENT, M. H., J. P. OUELLET, A. MOSNIER, D. BOISJOLY & R. COURTOIS. 2009. Le parc national de la Gaspésie est-il un outil de conservation efficace pour maintenir une population menacée de caribou. *Naturaliste Canadien*, 133, 6-14.
- TABERLET, P., E. COISSAC, F. POMPANON, L. GIELLY, C. MIQUEL, A. VALENTINI, T. VERMAT, G. CORTHIER, C. BROCHMAN & E. WILLERSLEV. 2007. Power and limitations of the chloroplast trnL (UAA) intron for plant DNA barcoding. *Nucleic Acids Research*, 35(3), e14-e14.
- THOMAS, D. C., E. J. EDMONDS & W. K. BROWN. 1996. The diet of woodland caribou populations in west-central Alberta. *Rangifer*, 16, 337-342.
- THOMPSON, I. D., P. A. WIEBE, E. MALLON, A. R. RODGERS, J. M. FRYXELL, J. A. BAKER & D. REID. 2015. Factors influencing the seasonal diet selection by woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in boreal forests in Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, 93, 87-98.
- TILMAN, D. 1982. Resource competition and community structure (No. 17). Princeton university press.
- TOKESHI, M. 2009. Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives. John Wiley & Sons.
- TURGEON, G. M. LEJEUNE, F. PELLETIER, S. KUTZ & M.H. ST-LAURENT. 2017. Parasite prevalence, infection intensity and richness in an endangered population, the Atlantic-Gaspésie caribou. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*. (soumis le 3 mars 2017)

- VIOLLE, C., D. R. NEMERGUT, Z. PU & L. JIANG. 2011. Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. *Ecology Letters*, 14(8), 782-787.
- VORS, L. S. & M. S. BOYCE. 2009. Global declines of caribou and reindeer. *Global Change Biology*, 15(11), 2626-2633.
- WITTMER, H. U., A. R. SINCLAIR & B. N. MCLELLAN. 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia*, 144(2), 257-267.
- WITTMER, H.U., B. N. MCLELLAN, R. SERROUYA & C.D. APPS. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of animal ecology*, 76(3), 568-579.